

Fossilfundstelle Messel, Nr. 50*):

Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozänen Ölschiefer der „Grube Messel“ bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen).

Mit 11 Abbildungen und 1 Tabelle.

HERBERT LUTZ.

Kurzfassung.

Aus dem unteren Mittel-Eozän (unteres Lutetium) der „Grube Messel“ bei Darmstadt (S-Hessen, Deutschland) werden die Geschlechtstiere zweier neuer Arten der Gattung *Formicium* WESTWOOD 1854 beschrieben: *F. giganteum* und *F. simillimum*. Die Gattung wird neu definiert und in die neu begründete Unterfamilie Formiciinae gestellt. Die von CARPENTER (1929) beschriebene *Eoponera berryi* erwies sich ebenfalls als hierher gehörig: *F. berryi* (CARPENTER 1929) n. comb. Die Arten werden beschrieben, ihre phylogenetische Stellung innerhalb des „formicoid complex“ sensu TAYLOR (1978) wird diskutiert. Besondere Darstellung finden die Flügeladerung und der Stachelapparat.

Abstract.

[LUTZ, HERBERT: A new subfamily of the Formicidae (Insecta: Hymenoptera) from the Middle Eocene oil shale of the „Grube Messel“ near Darmstadt (W. Germany, S. Hesse). — Senckenbergiana lethaea, 67 (1/4): 177-218, text figs. 1-11, tab. 1; Frankfurt am Main, 31. 10. 1986.]

From the lower Middle Eocene (Lower Lutetian) Messel Oil Shale Formation of the Messel pit N. E. of Darmstadt the males and females of two new ant species belonging to the genus *Formicium* WESTWOOD 1854, are described: *Formicium giganteum* and *Formicium simillimum*. The genus *Formicium* is redescribed and the new subfamily Formiciinae is introduced. *Eoponera berryi* CARPENTER 1929 is considered to belong also to this genus: *Formicium berryi* (CARPENTER 1929) n. comb. All species are described in detail with special emphasis on the wing venation and the venom apparatus. Their phylogenetic relationship within the „formicoid complex“ sensu TAYLOR (1978) is discussed.

*) Nr. 49: Senckenbergiana lethaea, 67 (1/4): 171-176; Frankfurt am Main 1986.

Anschrift des Verfassers: HERBERT LUTZ, Zoologisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt, Schnitzpahnstraße 3, D-6100 Darmstadt.

Résumé.

[LUTZ, HERBERT: Une sous-famille nouvelle de les Formicidae (Insecta: Hymenoptera) provenant des schistes pyrobitumineux de l'Éocène moyen de la «Grube Messel» près de Darmstadt (Allemagne, Hesse méridionale). — *Senckenbergiana lethaea*, 67 (1/4): 177-218, fig. texte 1-11, tabl. 1; Frankfurt am Main, 31. 10. 1986.]

Deux espèces des fourmis appartenant au genre *Formicium* WESTWOOD 1854 sont décrites, *F. simillimum* et *F. giganteum*, provenant des schistes pyrobitumineux d'âge éocène moyen (Lutétien) de Messel près de Darmstadt (Hesse, R.F.A.). Le genre est redéfini, une sous-famille nouvelle Formiciinae est établie. Également sont discutées les espèces connues auparavant. *Eoponera berryi* CARPENTER 1929 en est compris: *Formicium berryi* (CARPENTER 1929) n. comb. Allusion est faite en plus à la position systématique des Formiciinae dans le «formicoid complex» en considérant en particulier la venation de l'aile et l'appareil de l'aiguillon.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.	179
Danksagung.	179
Material und Methoden.	180
Präparation.	180
Erhaltungszustand.	180
Material.	181
Beschreibung der neuen Taxa.	181
Formiciinae n. sf.	181
<i>Formicium</i> WESTWOOD 1854.	182
Erweiterte Diagnose der Gattung <i>Formicium</i>	182
Beschreibung der Arten.	184
<i>Formicium brodiei</i> WESTWOOD 1854.	184
<i>Formicium berryi</i> (CARPENTER 1929) n. comb.	187
<i>Formicium giganteum</i> n. sp.	190
<i>Formicium simillimum</i> n. sp.	198
Bestimmungsschlüssel für die <i>Formicium</i> -Arten nach Merkmalen der Flügeladerung.	202
Details zur Morphologie.	203
Flügeladerung der Gattung <i>Formicium</i>	203
Vorderflügel.	203
Hinterflügel.	205
Funktionsmorphologische Aspekte der Flügeladerung.	205
Stachelapparat der Gattung <i>Formicium</i>	206
Vorbemerkung.	206
Zur Terminologie des Formicidae-Stachelapparates.	206
Beschreibung der einzelnen Sklerite.	207
Zusammenfassung und Interpretation der Befunde.	208
Diskussion der phylogenetischen Stellung der Formiciinae n. sf.	211
Zur Evolution der Gattung <i>Formicium</i> und zur Ökologie der beiden Messeler Arten.	214
Schriftenverzeichnis.	216

Einleitung.

Die mitteleozänen Ölschiefer der „Grube Messel“ haben in den letzten Jahren Weltruhm erlangt, besonders wegen der aufsehenerregenden Funde von inzwischen 32 Säugetierarten. Nur wenige Fundstellen bieten aufgrund des Erhaltungszustandes ihrer Fauna derartig weitreichende Rekonstruktionsmöglichkeiten wie gerade die „Grube Messel“, wo die Funde häufig mit „Haut und Haaren“, ja sogar mit dem Mageninhalt überliefert wurden. Aus diesem verständlichen Grund lag der Forschungsschwerpunkt in den vergangenen Jahren auf dem Gebiet der Wirbeltierpaläontologie.

Erst seit vergleichsweise kurzer Zeit erfährt auch die übrige Fauna und Flora die ihr gebührende Beachtung, besonders seit 1975 mit Beginn der Großgrabungen durch das Forschungs-Institut Senckenberg. So stehen inzwischen weit mehr als 1000 Insektenfunde für eine wissenschaftliche Auswertung zur Verfügung. Dies ist um so erfreulicher, wenn man berücksichtigt, daß über diese, gerade auch im Hinblick auf mögliche paläoökologische Aussagen so interessante Tiergruppe, bislang nur wenige Informationen vorlagen (MEUNIER 1921; KINZELBACH 1970a, b; STRAUSS 1976; GAHL & MASCHWITZ 1977; RICHTER & STORCH 1979). So erbrachte bereits eine erste Durchsicht der Neufunde den Nachweis einer für lakustrische Sedimente nicht zu erwartenden Käfergattung, deren Larven stenöke Fließwasserformen sind und deren Vorkommen in Messel nur damit erklärt werden kann, daß diese Larven aus dem nordwestlichen Zufluß (FRANZEN & WEBER & WUTTKE 1982) in den See eingespült wurden (LUTZ 1985).

Besonders bemerkenswert sind die nachstehend beschriebenen Funde zweier Ameisen-Arten, die mit einer Flügelspannweite von bis zu etwa 150 mm nicht nur als die größten bekannten Ameisen aller Zeiten gelten können, sondern sogar den größten bekannten Vertreter der Ordnung Hymenoptera — *Pepsis heros* (FABRICIUS 1804), mit einer Spannweite von 110 mm (KLAUSNITZER & RICHTER 1981) — bei weitem übertreffen. Die Messeler Funde ermöglichen zudem eine korrekte systematische Zuordnung der bereits seit langem bekannten Arten *Formicium brodiei* WESTWOOD 1854 und *Formicium berryi* (CARPENTER 1929) und machen die Kenntnis einer neuen Unterfamilie möglich. Für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse war dabei von großer Bedeutung, daß dank eines besonderen Präparationsverfahrens, auch der im Körperinneren verborgene Stachelapparat einer Untersuchung zugänglich gemacht werden konnte. Derartige Informationen liegen für keine andere fossile Ameisenart, auch nicht bei Bernsteinfunden, vor, ein Umstand, der einmal mehr den besonderen Wert der „Fossilagerstätte Messel“ verdeutlicht.

Danksagung.

Besonders danken möchte ich den Herren Dr. J. L. FRANZEN und Dr. S. SCHAAL (beide am Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main) für die Überlassung der Aufsammlungen des Forschungsinstitutes Senckenberg und vielfältige Hinweise. Gleicher Dank gebührt auch den Herren Dr. W. VON KOENIGSWALD (Hessisches Landesmuseum Darmstadt) und Prof. Dr. S. RIETSCHEL (Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe) für die bereitwillige Ausleihe von Sammlungsexemplaren ihrer Museen. Mein aufrichtiger Dank gilt auch ganz besonders Herrn Dr. F. J. COLLIER (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.) für die Ausleihe des Holotypus von *Formicium berryi* und

Herrn Dr. E. A. JARZEMBOWSKI (British Museum of Natural History, London) für die Ausleihe des Holotypus von *Formicium brodiei* und für wichtige Hinweise auf die stratigraphische Stellung dieses Fundes. Für vielfältige Hinweise und Hilfe bei der Beschaffung von Literatur danke ich Frau Dr. K. JESSEN und Herrn Dipl.-Biol. K. FISCHER (beide Technische Hochschule Darmstadt, Fachbereich Zoologie) und Herrn Dipl.-Biol. K. GROH (Darmstadt). Danken möchte ich auch den Präparatoren des Fundmaterials des Forschungs-Institutes Senckenberg, Herrn G. KREISKOTT und ganz besonders Frau G. KREBS für die aufopferungsvolle und einfühlsame Durchführung der schwierigen Präparationsarbeiten, namentlich besonders bei der Anfertigung der Kunstharz-Transferpräparate. Herrn E. PFILIPS (Forschungsinstitut Senckenberg) danke ich für die Anfertigung einiger Fotos.

Mein besonderer Dank gilt nicht zuletzt Herrn Prof. Dr. R. KINZELBACH (Fachbereich Zoologie der Technischen Hochschule Darmstadt) für zahlreiche Anregungen und seine stete Diskussionsbereitschaft, sowie die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Frau P. HOSUMBEK danke ich für ihre bereitwillige Hilfe bei der Erstellung des Bildmaterials.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Unterstützung der Arbeiten (Projekt Nr. Ki 127 12-1).

Material und Methoden.

Präparation:

Der überwiegende Teil der Funde wurde mechanisch von den noch anhaftenden Ölschieferresten befreit und auf dem Sediment belassen. Zur Feinpräparation eignen sich besonders an der Spitze unterschiedlich stark gebogene Minutiennadeln, wie sie in der Entomologie verwendet werden. Die Präparationsarbeit findet unter Wasserbedeckung statt, um ein Austrocknen und Reißen des Ölschiefers zu verhindern, aber auch um störende Reflexe an der feuchten Sedimentoberfläche zu vermeiden. Die fertigen Stücke werden in hochreines Glycerin [Propantriol-1.2.3, $C_3H_5(OH)_3$] eingelegt, in dem sich in der Regel selbst die bei vielen Insektenarten erhaltenen Strukturfarben über Jahre hinweg erhalten. Auf Schieferstücken mit einem sehr hohen Anteil an feinst verteilter Pyrit-Framboide kann es zur Bildung störender Eisenhydroxid-Gele kommen, die jedoch mit Oxalsäure $[HOOC-COOH]$ in lösliche Chelatkomplexe überführt werden können. Um Informationen über im Körperinneren liegende Strukturen gewinnen zu können, wurden, wie bei Wirbeltieren schon lange üblich, 16 Fundstücke auf Epoxidharz übertragen und von der „Liegendseite“ freipräpariert. Bei genügender Sorgfalt lassen sich auf diese Weise durchscheinende Transferpräparate gewinnen, die im Durchlicht feinste Details wie die Beborstung der Beine, den Reusenapparat der Stigmenöffnungen und Sklerite des Stachelapparates erkennen lassen. Derartig präparierte Stücke werden ebenfalls unter Glycerin aufbewahrt.

Erhaltungszustand:

Die Funde liegen in unterschiedlichen Erhaltungszuständen vor. Meist handelt es sich um vollständige Tiere, die nach dem Spalten des Ölschiefers die Dorsalseite, seltener auch die Ventralseite zeigen. Ausnahmsweise findet man auch lateral eingebettete Exemplare. Aufgrund der Größe der Tiere gelingt es jedoch nur selten, vollständige Funde zu bergen. Meist gehen zumindest Teile der Extremitäten verloren. Einige Exemplare haben bereits vor der Einbettung die Flügel verloren, oder Kopf bzw. Gaster hatten sich abgelöst. So findet man denn auch recht oft isolierte Gaster und Flügel, wobei Vorderflügel häufiger gefunden werden als Hinterflügel. Der Grund für diese unterschiedliche Häufigkeit liegt vermutlich darin, daß letztere von den meisten Grabungsteilnehmern nicht so leicht erkannt werden wie die größeren, stärker pigmentierten Vorderflügel. In der Regel zeigen die Tiere starke Quellungserscheinungen im

Gasterbereich, so daß zwischen den stark sklerotisierten Tergiten und Sterniten die dünnen Intersegmentalhäute hervortreten. Bei allen folgenden Größenangaben wird diese Quellung nicht berücksichtigt, d.h. die Tiere waren zu Lebzeiten etwas kleiner.

Material:

Insgesamt wurden 167 Fundstücke untersucht, die in folgenden Sammlungen deponiert sind:

- (1) Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF): 128 Exemplare.
- (2) Hessisches Landesmuseum Darmstadt (HLMD): 2 Exemplare.
- (3) Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe (LNK): 37 Exemplare.

Beschreibung der neuen Taxa.

Ordo Hymenoptera LINNAEUS 1758.

Subordo Aculeata LATREILLE 1802.

Suprafamilia Formicoidea ASHMEAD 1899.

Familia Formicidae STEPHENS 1829.

Subfamilia Formiciinae n. sf.

Genus typicum: *Formicium* WESTWOOD 1854.

Umfang: Die neue Unterfamilie umfaßt eine Gattung, *Formicium* WESTWOOD 1854, mit vier fossilen Arten: *F. brodiei* WESTWOOD 1854 (Mittel-Eozän, S-England), *F. berryi* (CARPENTER 1929) (Unter-Eozän, Tennessee, N-Amerika), *F. simillimum* n. sp. und *F. giganteum* n. sp. (beide Mittel-Eozän, Hessen, Deutschland). — Mit großer Wahrscheinlichkeit gehört *Megapterites mirabilis* COCKERELL 1920, eine Art, die zur Zeit noch zu den Myrmiciidae MAA 1949 [= Pseudosiricidae HANDLIRSCH 1908] gestellt wird, ebenfalls zu den Formiciinae; jedoch bedarf dies noch der Überprüfung anhand des Holotypus. Vermutlich handelt es sich bei diesem Genus um ein jüngeres Synonym von *Formicium*.

Bemerkung zur Nomenklatur: Als namengebende Gattung steht leider nur *Formicium* WESTWOOD 1854 zur Verfügung. Dies hat zur Folge, daß die Gefahr einer Verwechslung der neuen Unterfamilie mit den Formicinae, ihrer vermutlichen Schwestergruppe, besteht. Nach den IRZN ist Formiciinae neben Formicinae zulässig (Artikel 57c: "Even if the difference between the stems of two family-group names is only one letter, the two names are not homonyms").

Diagnose und Kurzbeschreibung: Vertreter des „formicoid complex“ sensu TAYLOR (1978), die durch folgende Autapomorphien gekennzeichnet sind: Riesenwuchs; im Vorderflügel „crowding“ der Flügelladerung, d.h. Konzentration der beiden Cubital-Zellen und des Pterostigma auf den Bereich der Flügelmitte; Radial-Zelle schmal parallelseitig, halb so lang wie der Flügel; weite Bereiche der Flügelmembran, besonders im Bereich der Vorderkante, der beiden Cubital-Zellen und der Flügelbasis stärker sklerotisiert und dunkel gefärbt; Petiolus in Form einer aufrecht stehenden, elliptischen Schuppe; Gastersegment III breiter als alle anderen Segmente; Stigmenöffnungen der Gaster sehr groß, lang schlitzförmig (bis etwa $6 \times$ so lang wie breit), Stachelapparat mit stark verkürztem Aculeus und bis auf die

Bögen (Ra1) reduzierten Lanzetten (Ln), sehr klein und nicht mehr zum Stechen geeignet. Als diagnostische Merkmale können gelten: Ocellen sehr groß und eng stehend; Antennen der Weibchen sehr klein. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um Plesiomorphien, die aber in dieser Kombination innerhalb der Formicidae nur höchst selten auftreten (z. B. *Miomymex* CARPENTER 1930; Oligozän, Colorado, N-Amerika) und insofern für eine Diagnose der Formiciinae n. sf. geeignet erscheinen.

Formicium WESTWOOD 1854.

- * 1854 *Formicium* WESTWOOD, Contributions entomology: 388.
- 1856 *Ponera* GIEBEL, Insecten u. Spinnen Vorwelt: 173-174.
- 1886 *Formicium*. — SCUDDER, Systematic review: 97.
- 1908 *Pseudosirex*. — HANDLIRSCH, Fossile Insekten: 577.
- 1915 Pseudosiricidae. — COCKERELL, British fossil insects: 470.
- 1920 saw-flies. — DONISTHORPE, British Oligocene ants: 81. [= Pseudosiricidae, Verf.]
- 1920 *Formicium*. — COCKERELL, Fossil arthropods: 278-279.
- 1921 *Formicium*. — COCKERELL, British fossil insects: 22-23.
- 1925 *Pseudosirex*. — HANDLIRSCH, in: SCHRÖDER, Handbuch Entomologie, 3: 193.
- 1929 *Eoponera* CARPENTER, Fossil ant of Tennessee: 300-301.
- 1930 *Eoponera*. — CARPENTER, Fossil ants: 15 [sic!, pro *Eoponera*].
- 1932 *Pseudosirex*. — CARPENTER, Jurassic insects: 125 [partim].
- 1935 *Formicium*. — COCKERELL, Notes on the first cubital cell: 46.
- 1935 *Eoponera*. — COCKERELL, Notes on the first cubital cell: 46.
- 1939 *Pseudosirex*. — HANDLIRSCH, Neue Untersuchungen: 158.
- 1949 *Formicium*. — MAA, Synopsis of Asiatic Siricoidea: 18, 19.
- 1950 *Eoponera*. — BROWN & NUTTING, Wing venation: 120, 121, 126.
- 1953 *Eoponera*. — LAURENTIAUX, Classe des Insectes: 499.
- 1964 *Eoponera*. — TAYLOR, Taxonomy and parataxonomy: 136.
- 1964 *Ponera*. — TAYLOR, Taxonomy and parataxonomy: 139, 140.
- 1968 *Formicium*. — RASNITSYN, Novye pilil'sčiki: 190, 217.
- 1969 *Formicium*. — RASNITSYN, Proischoždenie i evolucija: 75.
- 1977 *Eoponera*. — GAHL & MASCHWITZ, Ameise von Messel: 72.
- 1977 *Pseudosirex*. — KÖNIGSMANN, Phylogenetisches System: 28 [partim].
- 1977 *Formicium*. — KÖNIGSMANN, Phylogenetisches System: 34.
- 1978 *Eoponera*. — BURNHAM, Fossil record: 103, 108.
- 1978 *Eoponera*. — MÜLLER, Lehrbuch Paläozoologie, 2 (3): 268.

Typus-Art: *Formicium brodiei* WESTWOOD 1854.

Bemerkung: WESTWOOD (1854) begründete die Gattung auf einen isolierten Vorderflügel und vermutete Beziehungen zu tropischen Verwandten der Gattung *Myrmica* LATREILLE 1804. Da WESTWOOD den Flügel nur abbildete, ohne ihn formell zu beschreiben, wird im folgenden anhand der neuen Funde aus dem Mittel-Eozän der „Grube Messel“ eine erweiterte Diagnose und Beschreibung der Gattung gegeben.

Erweiterte Diagnose der Gattung *Formicium*.

Kurzbeschreibung: Riesige Vertreter der Formicidae mit Formicinae-Habitus (vgl. *Lasius* FABRICIUS 1804). Ocellen ungewöhnlich groß und eng stehend; Fühler der Weibchen sehr klein, der Scapus erreicht gerade den Kopfaußenrand;

Fühler der Männchen ungekniet, filiform; Gaster der Männchen plump eiförmig, nicht so langgestreckt wie sonst bei Formicidae-Männchen üblich. Petiolus in Form einer aufrecht stehenden elliptischen Schuppe, Gaster der Weibchen mit 5 sichtbaren Tergiten, das 6. in die Stachelkammer invaginiert; Integument dünn, ohne erkennbare Skulptur; Flügeladerung relativ ursprünglich, immer mit zwei Cubital-Zellen, die zusammen mit dem Pterostigma in auffälliger Weise auf den Bereich der Flügelmitte konzentriert sind („crowding“) (siehe S. 203), Radial-Zelle etwa halb so lang wie der Flügel, schmal parallelseitig. Stigmenöffnungen der Gaster wie die des *Epinotum* sehr groß und langgestreckt schlitzförmig. (Arbeiterkaste unbekannt.)

Beschreibung der Weibchen (Abb. 3-6, 9-10):

Körpergröße etwa 40-70 mm (bei gequollener Gaster).

Kopf gerundet, dreieckig, von typischem Formicinae-Habitus. Mandibeln groß dreieckig, Oberseite parallel zum Außenrand grob gestreift, möglicherweise locker behaart, Kaurand schwach konvex mit 10-14 gerundet dreieckigen Zähnen, die ersten 2-3 deutlich größer als die übrigen. Clypeus von elliptischem Umriss, ohne erkennbaren Längsriel, seine Außenecken bis zur inneren Einlenkungsstelle der Mandibeln reichend, mit locker stehenden, zum Vorderrand gerichteten Haaren, Mandibelhinterrand nicht bedeckend. Stirnfeld nicht erkennbar. Antennen ungewöhnlich klein, gekniet, mit distal wenig verdicktem Scapus. Dieser reicht, parallel zur Clypeuslängsachse orientiert, knapp über die Außenkante der Kopfkapsel. Funikulus 10gliedrig, 1.4-1.6× länger als der Scapus, nicht keulig verdickt. Antennenbasis nahe dem Clypeus-Hinterrand. Stirnleisten undeutlich, die Fühlerbasis nicht bedeckend. Augen klein, nierenförmig, vor der Kopfmitte. Drei außergewöhnlich große, eng stehende Ocellen, deren Durchmesser etwa $\frac{1}{2}$ der Scapus-Länge entspricht.

Alitrunk mächtig entwickelt, wenig länger als breit, vermutlich hoch gewölbt. Prothorax vermutlich schmal, Mesoscutum langoval, Mesoscutellum queroval, halb so lang wie Mesoscutum. Die beiden Stigmen des Epinotum sehr groß, 3× so lang wie breit, schlitzförmig. Praecoxae auffällig kurz oval (wie Meso- und Metacoxae), einander berührend, am Hinterrand des Prosternum. Mesosternum mit medianer Furche, Mesocoxae um etwa die halbe Coxabreite voneinander getrennt. Metacoxae einander berührend, dicht hinter den Mesocoxae. Beine kräftig und relativ kurz. Die Putzsporne der Vorderbeine extrem klein, aber von normaler Form, d. h. leicht sinusförmig geschwungen; das zweite Beinpaar vermutlich ohne, das dritte mit zwei sehr kurzen, kräftigen Tibialspornen. Basitarsus etwa so lang wie die übrigen Tarsenglieder zusammen, an P2 und P3 mit ventraler Längsleiste. Tarsenglieder 2-5 abgeflacht, alle mit je 10-11 kurzen Apikaldornen. Klauen groß, mit medianem Zahn. Alle Beine kurz und dicht behaart.

Radial-Zelle der Vorderflügel schmal parallelseitig, halb so lang wie der Flügel. Die beiden Cubital-Zellen außergewöhnlich klein, hinter dem Pterostigma im Bereich der Flügelmitte. Diskoidal-Zelle trapezoid oder dreieckig. Querader cu-a weit distal im Bereich der Abzweigung $Mf_1/M + Cu$. Flügelmembran besonders im basalen Bereich der Aderung braun gefärbt und verdickt. Hinterflügel etwa $\frac{1}{3}$ so lang wie Vorderflügel, relativ breit, Aderung sehr plesiomorph, ähnlich der ♂♂ von *Nothomyrmecia* CLARK 1934 und *Dorylus* FABRICIUS 1793. Hamuli in einer Gruppe von 50-55 Stück.

Petiolus in Form einer breit-ovalen, aufrecht stehenden Schuppe, seine Oberkante möglicherweise z. T. schwach eingeschnitten. Stigmen groß, nierenförmig.

Gaster groß, eiförmig, mit 5 annähernd gleich langen Tergiten. Ohne die Spur einer Einschnürung zwischen den ersten beiden Segmenten. Abdominalsegment IV (= Gastersegment II) nicht „tubulär“, d. h. Tergit und Sternit nicht zu einer Röhre verwachsen, ohne Abschnürung eines Acrotergiten bzw. Acrosterniten. Gastersegmente I und II deutlich kleiner als das III (Tergit I sogar nur etwa halb so breit wie Tergit III). Alle Stigmen sehr groß und langgestreckt schlitzförmig (an Segment V etwa 6·5× länger als breit). Abdominaltergit VI unter Tergit V in die Stachelkammer invaginiert und stark reduziert, die Stigmen nur halb so lang wie die von Segment V. Stachelapparat (siehe S. 206) extrem klein, SS bis auf eine stumpfe „Spitze“ reduziert, nicht mehr zum Stechen geeignet. Die basalen Sklerite plesiomorph entwickelt (Furcula vorhanden, Y-förmig).

Beschreibung der Männchen (Abb. 7):

Körpergröße etwa 20-25 mm.

Deutlich kleiner als die Weibchen, mit auffällig eiförmiger Gaster. Sexualdimorphismus im Hinblick auf Kopfform und Fühlerbau recht groß, anders als bei den meisten Formicinae weibchenähnlich.

Kopf sehr klein, trapezoid. Mandibeln relativ lang und schmal, schwach sklerotisiert, vermutlich mit nur einem terminalen Zahn. Clypeushinterrand stark konvex gebogen, zwischen die Augen verlängert. Fühler ungekniet, mit kurzem Scapus, Anzahl der Funiculus-Glieder unbekannt. Augen groß, etwa von der Mandibelbasis bis zur Kopfmittle reichend. Ocellen sehr groß und eng beieinander liegend.

Alitrunk plump, annähernd kreisförmig und vermutlich hoch gewölbt, nur wenig kleiner als die Gaster. Beine schlanker und relativ länger als diejenigen der Weibchen, das erste Beinpaar auffällig zierlich. Die Flügeladerung stimmt mit derjenigen der Weibchen prinzipiell überein, die Verdickung und Braunfärbung der Membran jedoch weniger ausgeprägt.

Gaster von ungewöhnlicher Form: Im Vergleich zu allen anderen Ameisenarten sehr plump eiförmig, mit 6 freien Tergiten; Stigmen wie bei den Weibchen groß schlitzförmig. Genitalien relativ klein; Details unbekannt.

Beschreibung der Arten.

Formicium brodiei WESTWOOD 1854.

Abb. 1.

* 1854 *Formicium brodiei* WESTWOOD, Contributions entomology: 388, Taf. 14 Fig. 8.

1856 *Ponera brodiei* GIEBEL, Insecten u. Spinnen Vorwelt: 173-174.

1886 *Formicium brodiei*. — SCUDDER, Systematic review: 97.

1908 *Pseudosirex*. — HANDLIRSCH, Fossile Insekten: 577, Taf. 46 Fig. 23.

1915 *Pseudosiricidae*. — COCKERELL, British fossil insects: 470.

1920 saw-flies. — DONISTHORPE, British Oligocene ants: 81. [= *Pseudosiricidae*, Verf.]

1920 *Formicium*. — COCKERELL, Fossil arthropods: 278-279.

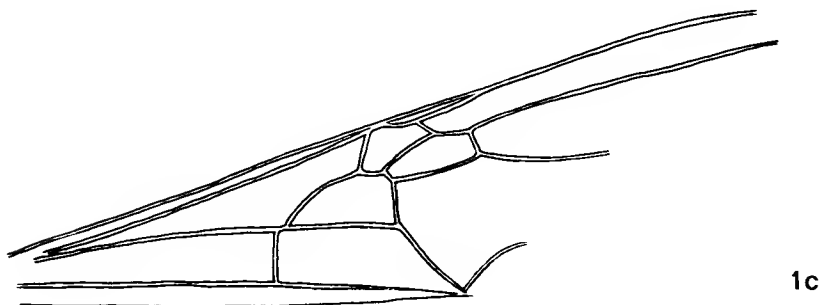
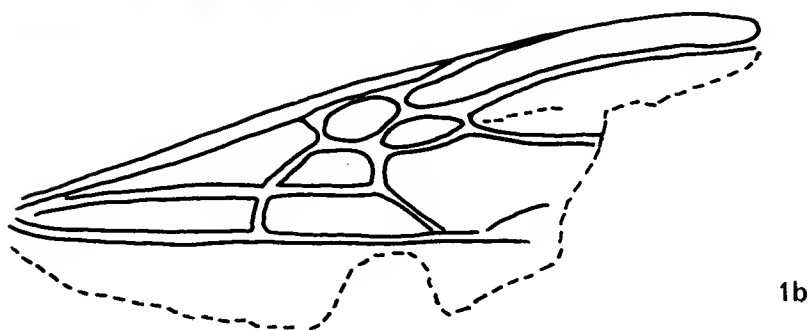


Abb. 1. *Formicium brodiei* WESTWOOD 1854. — Holotypus, BM (NH) 42090. — Mittel-Eozän; Isle of Purbeck [lt. Originalbeschreibung: „Lower Purbecks, Durdlestone (= Durlston, Verf.) Bay, Dorset“], England.

- a) Rechter Vorderflügel in Ventralansicht, seitenverkehrt orientiert; $\times 4.2$.
- b) Originalrekonstruktion WESTWOOD's. Umgezeichnet nach WESTWOOD 1854: Taf. 14 Fig. 8; $\times 4.4$.
- c) Neurekonstruktion nach dem Holotypus. Aderung im Bereich der Cubital-Zellen teilweise ergänzt nach WESTWOOD 1854: $\times 4.8$.

- 1921 *Formicium brodiei*. — COCKERELL, British fossil insects: 22-23, Abb. 27.
 1925 *Pseudosirex*. — HANDLIRSCH, in: SCHRÖDER, Handbuch Entomologie, 3: 193.
 1932 *Pseudosirex schroeteri* (GERMAR). — CARPENTER, Jurassic insects: 125.
 1932 *Pseudosirex*. — CARPENTER, Jurassic insects: 125 [partim].
 1935 *Formicium brodiei*. — COCKERELL, Notes on the first cubital cell: 46.
 1939 *Pseudosirex brodiei*. — HANDLIRSCH, Neue Untersuchungen: 158.
 1949 *Formicium brodiei*. — MAA, Synopsis of Asiatic Siricoidea: 19, Abb. 8.
 1964 *Ponera brodiei*. — TAYLOR, Taxonomy and parataxonomy: 139, 140.
 1968 *Formicium brodiei*. — RASNITSYN, Novye pilil'schiki: 190, 217.
 1969 *Formicium brodiei*. — RASNITSYN, Proischozhenie i evoljucija: 75, Abb. 122.
 1977 *Pseudosirex*. — KÖNIGSMANN, Phylogenetisches System: 28 [partim].
 1977 *Formicium*. — KÖNIGSMANN, Phylogenetisches System: 34.

Holotypus: BM (NH) 42090 (Abb. 1). — Locus typicus: Isle of Purbeck [lt. Originalbeschreibung: Durdleston (= Durlston) Bay, Dorset, S-England]. — Stratum typicum: Mittel-Eozän (nach brieflicher Mitteilung von Dr. E. A. JARZEMBOWSKI, British Museum of Natural History, London) [lt. Originalbeschreibung: Lower Purbecks].

Bemerkungen: Dieser isolierte Flügel wurde ursprünglich als Ameise beschrieben (WESTWOOD 1854; GIEBEL 1856), dann jedoch aufgrund einer sehr oberflächlichen Ähnlichkeit und vermutlich wegen der beachtlichen Größe (erhaltene Länge etwa 23 mm) von HANDLIRSCH (1908) irrtümlich zu den Pseudosiricidae (Symphyta) gestellt. CARPENTER (1932) revidierte die *Pseudosirex*-Arten HANDLIRSCH's und ließ nur zwei gelten: *P. nanus* HANDLIRSCH 1908 und *P. schroeteri* (GERMAR 1839). Zur letzteren stellte er alle außer *P. nanus* beschriebenen und bei HANDLIRSCH (1908) aufgeführten 13 Arten, also auch *P. brodiei* [... and *schroeteri* (GERMAR) (genotype), which includes all the other species"]. Dabei hat CARPENTER offensichtlich übersehen, daß *F. brodiei* nahezu identisch ist mit der von ihm drei Jahre vorher beschriebenen *Eoponera berryi* (siehe unter *F. berryi*, S. 187). Auch COCKERELL (1915) und DONISTHORPE (1920) übernahmen offensichtlich die Auffassung HANDLIRSCH's, ohne sich mit den Originalen auseinanderzusetzen. Bereits WESTWOOD (1854) unterliefen bei der Abbildung des Fundes (Abb. 1b) zwei entscheidende Fehler, die für die zwei Jahre später erfolgte Beschreibung des Fundes durch GIEBEL (1856) und die erneute Abbildung der Zeichnung WESTWOOD's durch HANDLIRSCH (1908) zu Mißverständnissen führte. WESTWOOD bildete alle „Aderungselemente“ mit doppelten Linien ab, wobei er sich in seiner Rekonstruktion von dem sehr schmalen Zwischenraum zwischen C und R+Sc bzw. A und dem Flügelhinterrand irreführen ließ und eine annähernd dreiseitige, etwas tiefer als die Umgebung liegende Spaltfläche des Sedimentes als Hinterrandsaum des Flügels interpretierte. GIEBEL unterschied zwar in der Folge zwischen einer Randader (C) und Schulterader (R+Sc), mißverstand jedoch wie WESTWOOD den eigentlichen Hinterrand als zur „inneren Mittelader“ (A) gehörig. In der Abbildung HANDLIRSCH's erscheinen C und R+Sc nur noch als eine breite „Ader“, wie auch alle anderen, so daß dem Flügel sowohl ein Vorderrand (C) wie auch ein Hinterrand zu fehlen scheint, zumindest wenn man die als Hinterrand interpretierte tiefer gelegene Spaltebene außer acht läßt. Außerdem sind die beiden Cubital-Zellen in WESTWOOD's Abbildung etwas zu groß geraten, mit der Folge, daß sich nach seiner Zeichnung ein CW von etwa 0·17 ergibt — ein sicherlich zu hoher Wert.

Neubeschreibung des Holotypus:

Maße des Holotypus (alle Maße in mm):

Erhaltene Flügellänge 23, geschätzte Länge 26 (d_2), $d_1 \pm 3$, CW $\pm 0\cdot115$.

r-m \pm	0·75	m-cu	1·15
CuA	3	Mf ₁ \pm	2·5
cu-a	1·5		

Querader cu-a sitzt etwa 0.25 mm basal der Mf_1 -Basis; der Maximalabstand zwischen C und R + Sc beträgt etwa 0.35 mm, der Abstand von A vom Flügelhinterrand im Bereich von cu-a 0.6 mm, die Gesamtflügelbreite in der Mitte, d. h. an der Einmündungsstelle von R + Sc in Vorderrand 4.95 mm. Bedauerlicherweise läßt der Erhaltungszustand (siehe unten) keine weiteren Messungen zu.

Beschreibung: Es handelt sich um einen rechten Vorderflügel in Ventralansicht (Abb. 1), der von der Flügelbasis bis kurz vor das apikale Ende der Radialzelle erhalten ist. Im Gegensatz zu den Messeler Funden ist bei ihm das ursprüngliche Flügelrelief deutlich erhalten. Der Fund zeigt zwar keinerlei Substanz/Farberhaltung mehr, aber aus der Tatsache, daß sich die „Adern“ als rund 1.5 mm breite Streifen im Sediment abgedrückt haben, kann man auf eine Sklerotisierung schmaler Membranbereiche entlang der eigentlichen Adern schließen. Eine vergleichbare Fundsituation zeigt auch *F. berryi*, wo diese „Aderstreifen“ 0.6–0.7 mm breit werden können (vgl. *F. berryi* und besonders *F. giganteum* n. sp.). Beim Spalten des Ton-sedimentes gingen die äußeren zwei Drittel von Mf_4 und die apikale Hälfte von CuA_1 verloren. Aufgrund eines inzwischen rissig gewordenen Lacküberzuges sind folgende wichtige Adern nicht mehr erkennbar bzw. exakt meßbar: Rsf_1 , 2r, $Rsf_{2,3}$, Mf_2 und Rs + M. Recht undeutlich sind cu-a, m-cu, Mf_1 und r-m. Sehr deutlich erhalten ist hingegen die Einmündungsstelle von R + Sc in den Flügelvorderrand. Damit ergibt sich die Möglichkeit, die Länge des Cubitalzellenkomplexes (d_1) hinreichend genau zu bestimmen. Der taxonomisch wichtige Verlauf von Rs + M und Mf_2 ist nicht mehr rekonstruierbar, so daß für diesen Bereich der Flügeladerung auf die Abbildung WESTWOOD's zurückgegriffen werden muß. Dies hat zur Folge, daß eine gewisse Unsicherheit hinsichtlich einer Abgrenzung gegenüber *F. simillimum* n. sp. (♂) bleibt, weil neben einer geringfügig größeren Flügellänge nur der deutlich niedrigere „crowding“-Wert von *F. brodiei* gegen eine Konspezifität dieser beiden Arten spricht. Die Trennung von *F. berryi* ist hingegen gut möglich: (1) aufgrund der Lage von cu-a, (2) der Länge von r-m bezogen auf die Länge von Rs + M und (3) des deutlich höheren CW von *F. berryi*.

Formicium berryi (CARPENTER 1929) n. comb.

Abb. 2.

- * 1929 *Eoponera berryi* CARPENTER, Fossil ant of Tennessee: 300–301, F. 1.
- 1930 *Euponera berryi*. — CARPENTER, Fossil ants: 15 [sic! pro *Eoponera berryi*].
- 1935 *Eoponera berryi*. — COCKERELL, Notes on the first cubital cell: 46.
- 1950 *Eoponera berryi*, — BROWN & NUTTING, Wing venation: 120, 121, 126, T. 8, F. 6.
- 1953 *Eoponera berryi*. — LAURENTIAUX, Classe des Insectes: 499, Abb. 91.
- 1964 *Eoponera*. — TAYLOR, Taxonomy and parataxonomy: 136.
- 1977 *Eoponera berryi*. — GAHL & MASCHWITZ, Ameise von Messel: 72.
- 1978 *Eoponera berryi*. — BURNHAM, Fossil record: 103, 108.
- 1978 *Eoponera berryi*, — MÜLLER, Lehrbuch Paläozoologie, II (3): 268, F. 324.

Holotypus: U.S.N.M. 80825 (Abb. 2). — **Locus typicus:** Puryear, Henry County, Tennessee, USA. — **Stratum typicum:** Unter-Eozän (Sparnadium-Ypresium), Wilcox-Formation („Wilcox-clay“).

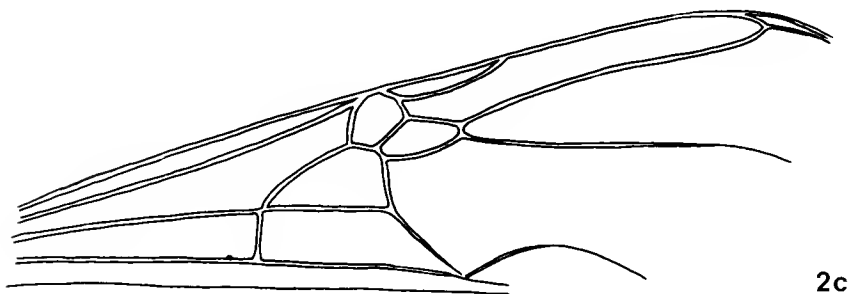
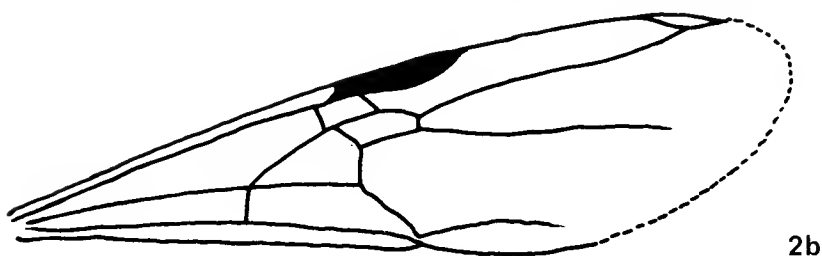


Abb. 2. *Formicium berryi* (CARPENTER 1929) n. comb. — Holotypus, U.S.N.M. 80825. — Unter-Eozän, Sparnacium-Ypresium, Wilcox-Formation („Wilcoxclay“); Puryear, Henry County, Tennessee, N-Amerika.

a) Rechter Vorderflügel; $\times 4.2$.

b) Originalrekonstruktion CARPENTER's. Umgezeichnet nach CARPENTER 1929: Abb. 1; $\times 4$.

c) Neurekonstruktion nach dem Holotypus; $\times 5.1$.

Bemerkungen:

Es handelt sich um einen isolierten rechten Vorderflügel von etwa 26 mm Länge, der als Platte („Positiv“, gekennzeichnet mit einem grünen Aufkleber und der mit Bleistift auf dem Tonsediment vermerkten Zahl „32“; Abb. 2a; Platte gebrochen und geklebt) und Gegenplatte („Negativ“, es fehlt die apikale Hälfte der Radialzelle) vorliegt.

CARPENTER (1929) betonte in seiner Beschreibung, ihm sei keine andere Ameisenart bekannt (ihm stand die Sammlung von W. M. WHEELER zur Verfügung), die vergleichbar kleine, auf die Flügelmitte konzentrierte Cubital-Zellen besitze. Aufgrund der plesiomorphen Aderung mit den noch vorhandenen zwei Cubital-Zellen stellte er sie zu den Ponerinae („...more or less closely related to *Dinoponera*“). Diese Auffassung wird, wenn auch mit einer gewissen Einschränkung, auch von BROWN & NUTTING (1950) vertreten, die sie vorläufig bei den „lower Ponerinae“ beließen.

Unverkennbar sind die engen Beziehungen zur Gattung *Formicium*; jedoch schien aufgrund der Zeichnung CARPENTER's (Abb. 2b) eine generische Abtrennung zunächst durchaus gerechtfertigt. Wie eine am Original vorgenommene Überprüfung aber zeigt, wurde der Verlauf des Geäders von CARPENTER an entscheidender Stelle nicht korrekt wiedergegeben: Nach seiner Zeichnung soll $Rs + M$ in einer Linie mit Mf_1 und $Rsf_{2,3}$ liegen und Mf_2 deutlich länger als $Rs + M$ sein. Wie besonders an der Gegenplatte deutlich erkennbar ist, bildet $Rs + M$ aber einen stumpfen Winkel mit Mf_1 und ist doppelt so lang wie Mf_2 . D. h., die Diskoidal-Zelle ist, wie auch bei *Formicium*, trapezoid und nicht, wie CARPENTER angibt, dreieckig (Abb. 2c). Damit lassen sich keine signifikanten Unterschiede mehr zu *Formicium* feststellen, und die Gattung *Eoponera* wird als jüngeres Synonym von *Formicium* WESTWOOD 1854 erachtet.

Neubeschreibung des Holotypus:

Maße des Holotypus (alle Maße in mm):

Flügelänge etwa 26 (d_2), $d_1 = 3.5$, $CW = 0.1346$.

r-m	0.25	Mf_2	0.38	Mf_1	2.75
Rsf_4	1.62	Mf_3	2.62	CuA	3.37
2r	0.5	$Rs + M$	0.75	m-cu	1.38
$Rsf_{2,3}$	1.38	Rsf_1	0.75	cu-a	1.62

Der Flügel zeigt noch alle Aderungselemente, wie sie auch bei *F. brodiei* und plesiomorphen *F. simillimum* n. sp. zu beobachten sind: Die Costa ist zwar von Sediment verdeckt, ihr Verlauf ist jedoch als dünne Linie etwa 0.75 mm vor $R + Sc$ erkennbar. $Rs + M$ etwa doppelt so lang wie Mf_2 und annähernd parallel zu CuA. Mf_2 etwa 0.38 mm lang, r-m mit 0.25 mm sehr kurz. $Rsf_{2,3}$ etwa 1.38 mm, Rsf_4 etwa 1.6 mm lang. Radial-Zelle geschlossen mit etwa 1.75 mm langem, freiem Ende von R_1 . Querader cu-a steht etwa eine Aderbreite basal der Abzweigung Mf_1 von M/CuA . Bei einer geschätzten Flügelänge von 26 mm (d_2) und d_1 von 3.5 mm ergibt sich ein „crowding“-Wert (siehe S. 203) von 0.1346. Bei einem flachen Wulst, der parallel zu 2r etwa von der Mitte von $Rsf_{2,3}$ in Richtung Pterostigma verläuft, handelt es sich nicht, wie zunächst zu vermuten, um 1r, sondern um eine (durch Stauchung entstandene?) flache Falte, die sich durch den basalen Teil der 2. Cubital-Zelle bis etwa in die Mitte zwischen Mf_3 und CuA_1 fortsetzt. Aus der Tatsache, daß sich entlang der Adern ein relativ breiter (etwa 4 bis 5fache Aderbreite) Membransaum zusammen mit der dazugehörigen Ader in das Sediment eingedrückt hat, kann man auf eine Versteifung dieser Membranbereiche schließen. Farblich differenziert sind nur minimale Bereiche des Geäders, besonders entlang $R + Sc$ und im Bereich der 1. Cubital-Zelle. Da sich die Reste der Flügelsubstanz nur hier erhalten haben, am restlichen Flügel aber einer völligen Lösung anheimgefallen sind, ist dies ein weiterer Hinweis auf eine Verstärkung großer Membranbereiche, wie dies sehr schön an *F. giganteum* n. sp. und *F. simillimum* n. sp. (siehe unten) zu sehen ist.

Formicium giganteum n. sp.

Abb. 3-8.

Derivatio nominis: giganteus, -a, -um (lat.) = riesenhaft.

Holotypus: SMF MeI 998 (♀), (Abb. 3-4). — Locus typicus: „Grube Messel“ 10 km NE Darmstadt, S-Hessen, Deutschland (Grabungsstelle 16). — Stratum typicum: Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation (etwa 1 m über Leithorizont α).

Parotypen: SMF MeI: 1017, 45, 52, 104 A + B, 291, 292, 294, 318, 334, 336, 405, 410, 426, 591, 984, 986, 988, 992, 995, 999, 1003, 1219, 1220, 1221.

Holotypus und Parotypen aufbewahrt im Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF).

Weiteres Material, das ausdrücklich aus der Paratypenserie ausgenommen wird: SMF MeI 43, 44, 46-51, 54, 98, 99, 101-103, 120, 186, 293, 315, 316, 329, 331-333, 337, 338, 341-346, 349, 350, 398, 399, 403, 404, 406-409, 412, 425, 489, 498, 541, 592, 597, 601, 602, 906, 932?, 977, 980-982, 985, 987, 990, 993, 994, 996-998, 1000-1002, 1005, 1007, 1009-1012, 1017, 1020, 1222, 1223. — HLMD: Me 7194. — LNK: 27 ♀ und 2 ♂, ohne Nummern.

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Vorderflügel etwa 55-65 mm, \emptyset 59.3 mm, „crowding“-Werte (CW) 0.09-0.12, \emptyset 0.105 (Weibchen) bzw. etwa 25-30 mm, \emptyset 27.4 mm, CW 0.103-0.121, \emptyset 0.110 (Männchen). Mf_2 fehlt, Querader r-m höchstens als winziges Verbindungsstück zwischen Rsf_5 und Mf_4 erhalten, meist jedoch völlig reduziert; cu-a der Basis von Mf_1 gegenüber oder nur wenig proximal, in Ausnahmefällen auch deutlich distal davon (MeI 292); $Rsf_{2,3}$ und Mf_3 berühren einander an der Basis (♂) oder sind basal mehr (♀) oder weniger weit (♂) miteinander verschmolzen; Rs + M allenfalls als Rudiment vorhanden (♂), meist völlig reduziert, d. h. Diskoidal-Zelle dreieckig (♀) und Rsf_1 und m-cu in einer Linie stehend; Membran entlang der Adern und im Bereich der Cubital-Zellen stark gefärbt/verdickt, so daß der genaue Aderverlauf z. T. nur schwer erkennbar ist. Im Hinterflügel cu-a an der Gabelung von M + CuA oder nur wenig basal davon stehend.

Differentialdiagnose: Außer durch die beträchtliche Größe der Weibchen unterscheidet sich *F. giganteum* n. sp. von den anderen Arten der Gattung durch (1) das Fehlen von Mf_2 , (2) die regelmäßige, von der Basis mehr oder weniger weit reichende Verschmelzung von $Rsf_{2,3}$ und Mf_3 , (3) das meist völlige Fehlen von r-m, (4) das meist völlige Fehlen von Rs + M, d. h. die dreiseitige Begrenzung der Diskoidal-Zelle und (5) das extreme „crowding“ (Minimum bei 0.09), das nur noch von *F. brodiei* erreicht wird.

Beschreibung des Holotypus (SMF MeI 998, ♀ 16-1983; Abb. 3-4): Epoxidharz-Transfer-Präparat. Das Tier zeigt die Dorsalseite und ist fast vollständig erhalten. Kopf, Alitrunk und Beine erscheinen im Auflicht schwarz, im Durchlicht dunkelrot, die Gaster hellbraun bzw. licht braunrot.

Maße des Holotypus (alle Maße in mm; Abkürzungen: Länge = L, Breite = B, mittlere = mittl., maximal = max., rechts = re., links = li., etwa = \pm):

Kopf:	L	4.9	B	8.6
Alitrunk:	L	17.9	B	± 15.8
— Mesoscutum:	L	8.4	B	13
— Mesoscutellum:	L	6.3	B	11.2
— Metanotum:	L	1.4	B	3.9

— Epinotalstigmen:	L 3·75	B 0·85
— Prosternum: sichtbare	L ± 3·4	
— Mesosternum:	L ± 4·3	
Beine:		
— Coxae	I-III: L ± 3·4	
— Femur	I, re.: L ± 7·1	
— Femur + Trochanter	II, re.: L 8·5	
— Tibia	I, re.: L 6·1	
— Tibia	II, re.: L ± 6·9	
Flügel:		
— Vorderflügel, re.:	R+Sc: 24·6; Rsf _{2,3} +Mf ₃ : 2·28; m-cu: 4·9;	Rsf ₁ : 3·5; Mf ₁ : 7·7; 2r: 1·23; cu-a: 3·33
— Hinterflügel, re.:	M + CuA: ± 11;	cu-a: 2·28
Petiolus:	L 3·86	B 6·8
Gaster:	L ± 34·4	B 24·6
— Gastersegment I:	L 4·6	B _{mittl.} 11·2
— Gastersegment II:	L 8·4	B _{mittl.} 18·2
— Gastersegment III:	L 8·8	B _{mittl.} 24
— Gastersegment IV:	L 7	B _{mittl.} 21·4
— Gastersegment V:	L 6	B _{mittl.} 16·8

Dorsalsicht:

Kopf dorsoventral deformiert, mit wenigen erkennbaren Einzelheiten.

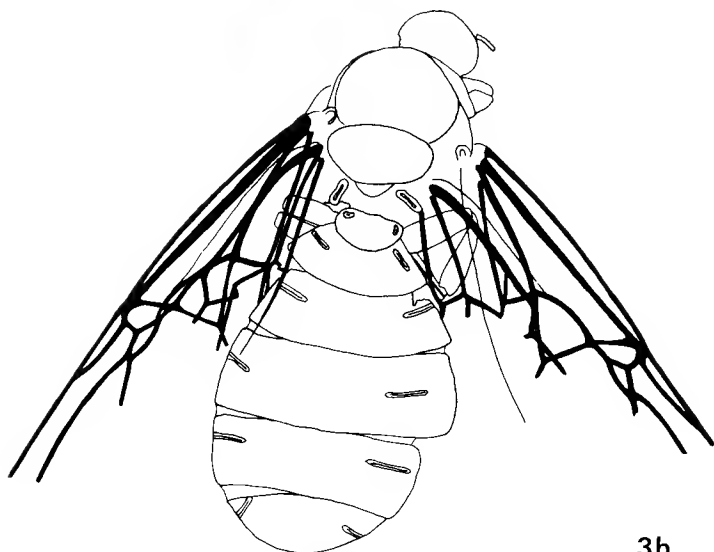
Alitrunk vollständig überliefert. Prothorax nur als schmaler Saum erkennbar, Mesoscutum und Mesoscutellum scharf abgegrenzt, Metanotum schmal sichelförmig. Epinotum mit sehr großen Stigmenöffnungen. An der Basis der Vorderflügelgelenke kleine ohrförmige Tegulae. Beide Flügelpaare erhalten, schräg nach hinten gerichtet, Vorder- und Hinterflügel liegen jeweils aufeinander. An beiden Vorderflügeln fehlen die Spitzen und apikale Bereiche von Mf₄, CuA und CuA₁. Im Vorderflügel stehen sich die Mf₁-Basis und cu-a genau gegenüber, Rsf_{2,3} und Mf₃ sind basal auf etwa ¼ ihrer Länge miteinander verschmolzen. Die beiden Hinterflügel sind nur unvollständig erhalten und sind längs gefaltet (links) bzw. der apikale Teil ist zur Basis hin umgeklappt (rechts). Die Beine sind zwar alle erhalten, aber von Dorsal sind nur der Gelenkbereich Femur/Tibia des rechten Vorderbeines und Fragmente des linken bzw. Femur, Tibia und Basitarsus des rechten Hinterbeines erkennbar.

Petiolus queroval mit zwei kleinen nierenförmigen Stigmen, nach hinten auf das erste Gastersegment geklappt.

Gaster breit eiförmig mit 5 freien Tergiten, jedes mit einem Paar sehr langer schlitzförmiger Stigmen. Tergum 6 ist in die Stachelkammer invaginiert und nur im Durchlicht anhand der kleinen Stigmen erkennbar. Der Stachelapparat, erkennbar im Durchlicht, ist nahezu vollständig. Sicher identifizierbar sind der Aculeus mit unterscheidbaren BR, A-LE, SB, SS, die beiden FA, die beiden Ra₁, die Ra₂ bis zu ihrer Anwachsstelle am BR, die Fu und weniger deutlich die DA der OP, d. h. die Basis der Ra₂.



3a



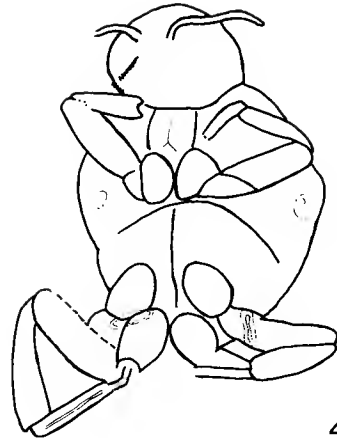
3b

Abb. 3. *Formicium giganteum* n. sp. — Holotypus, SMF MeI 998 (♀). — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

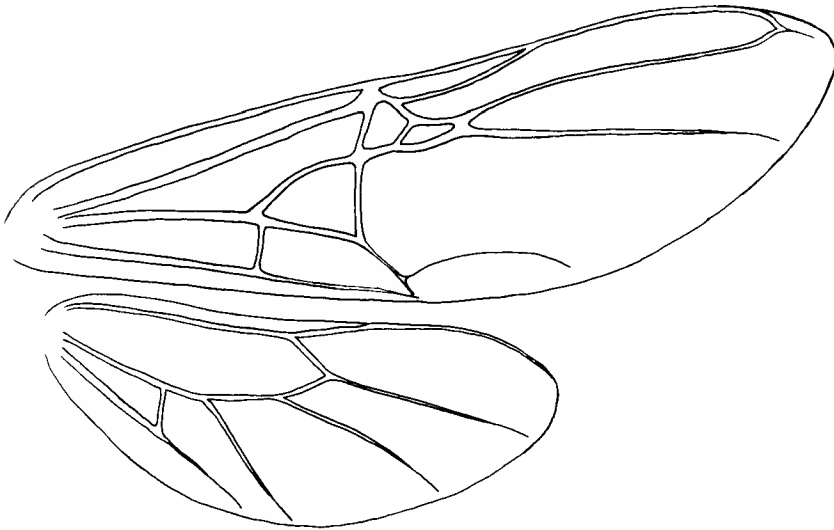
a) Foto des Holotypus in Dorsalansicht; $\times 1.3$; Epoxidharz-Transferpräparat.

b) Habituszeichnung des Holotypus in Dorsalansicht; $\times 1.25$.

Abb. 4. *Formicium giganteum* n. sp. — Holotypus, SMF MeI 998 (♀); $\times 2$. Kopf und Alitrunk in Ventralansicht. Die Zeichnung wurde vor der Umbettung auf Epoxidharz erstellt. Man beachte die beiden Epinotalstigmen (Dorsalseite!), die sich durch die Coxae bzw. das Femur durchgeprägt haben. — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.



4



5

Abb. 5. *Formicium giganteum* n. sp. — Paratypus 6, SMF MeI 292; $\times 2$. Rekonstruktion der Flügeladerung. Die Querader cu-a steht bei den meisten untersuchten Exemplaren im Vorderflügel etwas mehr proximal, d. h. meist der Basis von Mf_1 gegenüber, im Hinterflügel hingegen etwas weiter distal, kurz vor der Gabelung M/CuA . — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

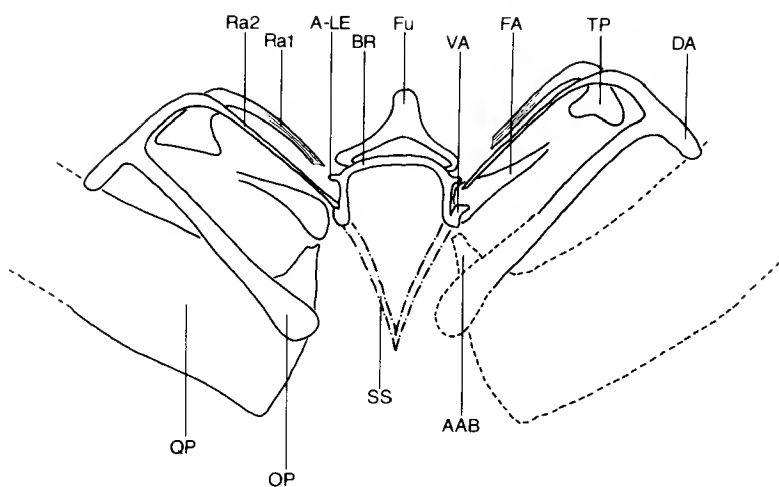


Abb. 6. *Formicium giganteum* n.sp. — Paratypus 23, SMF MeI 1219; Stachelapparat. — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

a) Foto des Paratypus 23; $\times 25.8$; Epoxidharzpräparat im Durchlicht-Hellfeld.

b) Rekonstruktion basierend auf Paratypus 23; $\times 22.4$. Nicht erhaltene Teile wurden spiegelbildlich ergänzt (---), bzw. von anderen Exemplaren (Holotypus, SMF MeI 998; Paratypus 24, SMF MeI 1220; Paratypus 25, SMF MeI 1221) übernommen (-.-.). Bemerkenswert ist die weitgehende Reduktion des Stachels (sting shaft, SS).

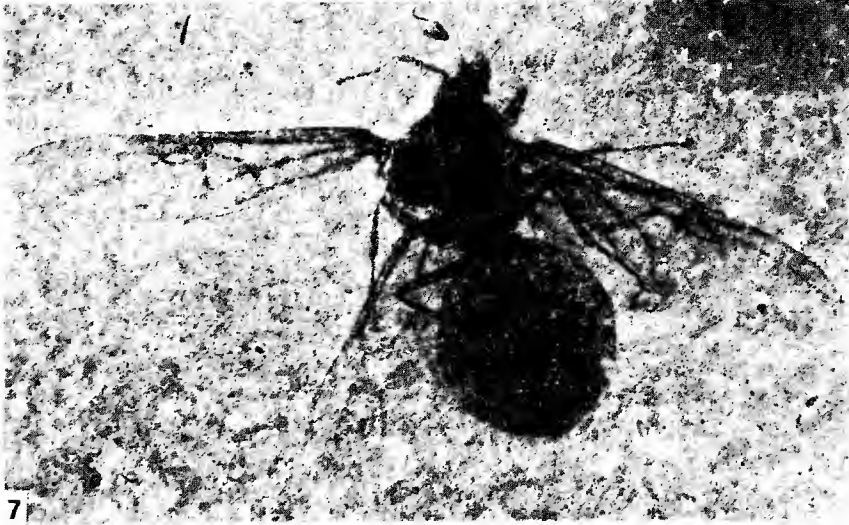


Abb. 7. *Formicium giganteum* n. sp. — Paratypus 1 (Allotypus), SMF Mel 1017 (♂); $\times 1.8$. Man beachte die relative Größe des Kopfes und die eiförmige Gestalt der Gaster. — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

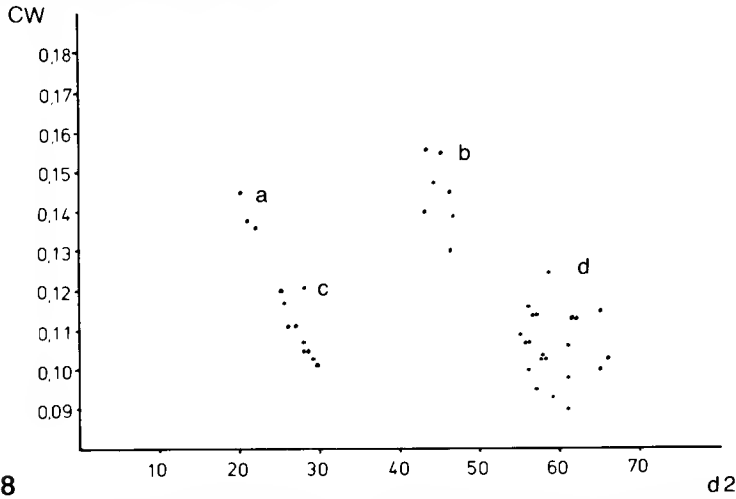


Abb. 8. Graphische Darstellung des Zusammenhanges zwischen „crowding“-Wert (CW) und Flügellänge (d2) für 41 Exemplare der Gattung *Formicium* WESTWOOD 1854 aus dem Mittel-Eozän der „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland. — Deutlich erkennbar sind vier Punktgruppen, die sich auf *F. simillimum* n. sp. (a = ♂, b = ♀) und *F. giganteum* n. sp. (c = ♂, d = ♀) beziehen lassen. Die zu beobachtende starke Streuung der Werte beruht zum einen auf einer individuellen Varianz und zum anderen auf der Tatsache, daß die Ermittlung der genauen Flügellänge bei unvollständiger Erhaltung der Flügelspitze bzw. -basis mit einer gewissen Ungenauigkeit behaftet ist.

Ventralansicht:

Die durch das Epoxidharz hindurch sichtbare Ventralseite, die vor dem Eingießen fotografisch dokumentiert wurde (Abb. 4) läßt folgende wichtigen Details erkennen: Am Kopf Teile der Fühler, besonders die beiden kurzen Scapi und Teile der Bezahnung der Mandibeln. Am Alitrunk das lange Prosternum, die sich berührenden Praecoxae, das mit einer Längsnaht unterteilte Mesosternum, die um etwa eine halbe Coxabreite voneinander getrennten Mesocoxae und die direkt dahinterliegenden, sich berührenden Metacoxae. An den Vorderbeinen sind jeweils Femur, Tibia, am linken zusätzlich noch das erste Tarsalglied (Basitarsus) unterscheidbar. Beide sind nach vorne unter das Prosternum eingeschlagen. An den nach hinten unter den Metathorax bzw. das Epinotum eingeschlagenen Mittel- und Hinterbeinen sind im wesentlichen auch nur die Femora, Tibiae und Basitarsi erkennbar. Der rechte Basitarsus zeigt deutlich den beschriebenen ventralen Längsriel. Im Bereich der Grenze Trochanter/Femur des linken Hinterbeines drückt sich das linke Epinotalstigma durch, was sicherlich als Hinweis auf ein vergleichsweise dünnes, schwach sklerotisiertes Integument gedeutet werden kann.

Beschreibung der Paratypen:

Bemerkungen: Die zu den einzelnen Paratypen gemachten Angaben beziehen sich jeweils auf folgende Sachverhalte: Fundnummer (alle Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main, „SMF“), Geschlecht, Grabungsstelle, Jahr, ggf. Abbildung, zumindest stichpunktartige Angaben über diejenigen Detailstrukturen, die für die Auswahl zum Paratypus ausschlaggebend waren (auf eine wiederholende Beschreibung allgemeiner Strukturen wird aus Platzgründen verzichtet) und die bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben wurden.

Paratypus 1 (Allotypus; SMF MeI 1017, ♂, 16-1982; Abb. 7): Das Exemplar zeigt die Dorsalseite und ist vollständig erhalten. Hinsichtlich der allgemeinen Morphologie vergleiche man die Angaben unter „Erweiterte Diagnose der Gattung *Formicium* WESTWOOD 1854“. Hinzuzufügen wäre, daß die Femora der Vorderbeine distal verjüngt sind wie diejenigen der *Dorylus*-Männchen und von den Genitalien lediglich die äußeren Valven schemenhaft erkennbar sind. Sie scheinen sich distal zu verjüngen und liegen dicht beieinander.

Paratypus 2 (SMF MeI 45, ♀, 8-1979): Erhalten sind der Kopf, Alitrunk, Petiolus, Gastersegment I und die Flügel. Linker Vorderflügel!

Paratypus 3 (SMF MeI 52, ♂, 2-1979): Erhalten sind Mesoscutum und Mesoscutellum und der linke Vorderflügel.

Paratypus 4 (SMF MeI 104A + B, ♀, 6-1980): Körper nahezu vollständig mit den Vorderflügeln erhalten. Chitinreste fehlen weitgehend. Das Tier ist fast vollständig pyritisiert (FeS₂). Besonders deutlich ist der Aderverlauf im Bereich der Cubital-Zellen und des Pterostigma.

Paratypus 5 (SMF MeI 291, ♀, 16-1981): Vollständig erhalten bis auf Vorder- und Mittelbeine. Besonders deutlich erkennbar sind die einzelnen Sklerite des Alitrunk und der Petiolus.

Paratypus 6 (SMF MeI 292, ♀, 16-1981; Abb. 5): Bis auf Kopf, linke vordere Hälfte des Mesoscutum und die Vorderbeine vollständig erhalten. Das linke Flügelpaar nahezu ideal erhalten, ebenso die Gastersegmente. Petiolus nach vorn auf das Epinotum geklappt.

Paratypus 7 (SMF MeI 294, ♀, 16-1981): Erhalten sind die hintere Hälfte des Kopfes, Alitrunk, Petiolus, Gastersegmente I und II, das Beinpaar III, die beiden Vorderflügel und basale Bereiche der Hinterflügel.

Paratypus 8 (SMF MeI 318, ♂, 18-1981): Bis auf CuA, CuA1 und A, distal von cu-a, vollständiger Vorderflügel.

Paratypus 9 (SMF MeI 334, ♀, 16-1981): Bis auf einen Großteil der Flügel nahezu vollständig erhalten. Ventralseite mit erhaltenen Coxae, am rechten Vorderbein Putzsporn.

Paratypus 10 (SMF MeI 336, ♀, 16-1981): Erhalten sind der Kopf mit den Fühlern, Alitrunk, Petiolus, Gastersegmente I, II und teilweise III sowie die beiden Flügelpaare. Rechts liegen Vorder- und Hinterflügel aufeinander.

Paratypus 11 (SMF MeI 346, ♀, 16-1981): Vollständiges Tier von der Dorsalseite. Es fehlen lediglich die bereits vor der Einbettung abgebrochenen Flügel und Teile des mittleren Beinpaars. Besonders gut erhalten sind der Kopf mit den Fühlern, Clypeus und Mandibeln. Putzsporn an der Tibia des rechten Vorderbeines.

Paratypus 12 (SMF MeI 405, ♀, 16-1982): Isolierter Hinterflügel.

Paratypus 13 (SMF MeI 410, ♀, 16-1982): Vollständig erhalten, von den Flügeln nur die Vorderkanten der Vorderflügel freipräpariert. Besonders beachtenswert: Kopf mit Fühlern, Putzsporn an linkem Vorderbein, deutliche Beborstung an der Tibia des rechten Mittelbeines.

Paratypus 14 (SMF MeI 426, ♂, 16-1982): Fast vollständig erhalten. Es fehlen das linke Flügelpaar (nicht freipräpariert), das rechte Vorderbein, das mittlere Beinpaar und das linke Hinterbein. Rs + M als kurzer Rest vorhanden, Rsf_{2,3} und Mf₃ basal minimal verwachsen.

Paratypus 15 (SMF MeI 591, ♂, 16-1983): Vorderflügel und Teile des Thorax.

Paratypus 16 (SMF MeI 984, ♀, 16-1982): Isolierter Hinterflügel.

Paratypus 17 (SMF MeI 986, ♀, 16-1982): Epoxidharz-Transferpräparat. Erhalten sind der Kopf mit dem linken Fühler, der Alitrunk mit den Vorderbeinen, dem linken vollständig erhalten, der Hinterflügel nur teilweise. Bemerkenswert die für Männchen relativ weitgehende Verschmelzung der basalen Teile von Rsf_{2,3} und Mf₃.

Paratypus 18 (SMF MeI 988, ♀, 16-1982): Isolierter Hinterflügel.

Paratypus 19 (SMF MeI 992, ♂, 16-1983): Epoxidharz-Transferpräparat. Isolierter Alitrunk mit Teilen des mittleren und hinteren Beinpaars. Rechter Vorderflügel fast vollständig erhalten, der Hinterflügel nur teilweise. Bemerkenswert die für Männchen relativ weitgehende Verschmelzung der basalen Teile von Rsf_{2,3} und Mf₃.

Paratypus 20 (SMF MeI 995, ♀, 16-1983): Das Tier zeigt die Ventralseite und ist bis auf Teile des Kopfes und die ersten beiden Beine der linken Körperseite vollständig erhalten. Von den Flügeln sind nur die basalen Bereiche der Vorderkanten freipräpariert. Deutlich erkennbar sind die Coxae und der ventrale Längskiel am Basitarsus der Beinpaare II und III. Die Tibia des linken Mittelbeines mit deutlichen kurzen Borsten.

Paratypus 21 (SMF MeI 999, ♀, 16-1983): Epoxidharz-Transferpräparat. Isolierter Vorderflügel.

Paratypus 22 (SMF MeI 1003, ♀, 3-1983): Erhalten sind der Kopf, Teile des Alitrunk mit Resten des linken Mittel- und des rechten Hinterbeines, der Petiolus und das Gastersegment I. Am vorzüglich erhaltenen Kopf sind folgende wichtige Details erkennbar: Mandibeln, Behaarung des Clypeus, Fühler und die Ocellen. Die rechte Mandibel zeigt möglicherweise Reste einer Behaarung.

Paratypus 23 (SMF MeI 1219, ♀, 16-1983; Abb. 6): Epoxidharz-Transferpräparat. Erhalten sind die Gaster und Teile eines Hinterbeines. Der Stachelapparat ist vorzüglich erhalten.

Paratypus 24 (SMF MeI 1220, ♀, 16-1983): Epoxidharz-Transferpräparat. Bis auf die Flügel der rechten Körperseite und Tibia und Tarsus des linken Vorderbeines vollständig erhaltenes Weibchen in Ventralansicht. Der Kopf ist auf die Ventralseite umgeklappt. Deutlich erhalten sind die Basalzähne der Klauen am rechten Mittelbein und an den beiden Hinterbeinen. Der Stachelapparat zeigt besonders klar den Aculeus mit BR, A-LE, SB und SS, die Fu, die beiden Ra1 und die OP der rechten Körperseite.

Paratypus 25 (SMF MeI 1221, ♀, 16-1983): Epoxidharz-Transferpräparat. Es handelt sich um eine isolierte Gaster mit erhaltenem Stachelapparat in Ventralansicht. Dieser wurde um 180° verdreht überliefert, so daß die Spitze des SS nach craniad gerichtet ist. Erkennbar ist die Fu, die umgeklappt ist und auf dem SB liegt. Der Aculeus ist vollständig erhalten, die übrigen Elemente des Stachelapparates der rechten Körperseite sind stark zerbrochen und deformiert. Links sind deutlich erkennbar Ra1 und der mit dem SB verwachsene Ra2, der FA und die OP.

Formicium simillimum n. sp.

Abb. 8-10.

Derivatio nominis: simillimus, -a, -um (lat.) = sehr ähnlich; so benannt wegen der großen Ähnlichkeit mit *F. giganteum* n. sp., *F. brodiei* WESTWOOD 1854 und *F. berryi* (CARPENTER 1929).

Holotypus: SMF MeI 1006 (♀), Abb. 9-10. — Locus typicus: „Grube Messel“ 10 km NE Darmstadt, S-Hessen, Deutschland (Grabungsstelle 16). — Stratum typicum: Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation (etwa 1 m über Leithorizont α).

Paratypen: SMF MeI 42, 330, 335 (♂), 335 (♀), 339, 348, 411, 590, 983, 989.

Holotypus und Paratypen aufbewahrt im Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF).

Weiteres Material, das ausdrücklich aus der Paratypenserie ausgenommen wird: SMF MeI 53, 55, 105, 184, 340, 347, 366, 598, 600, 931, 978, 991, 1004, 1008, 1013. — HLMD: Me 590. — LNK: 7 ♀ und 1 ♂, ohne Nummern.

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Vorderflügelänge etwa 40-50 mm, \emptyset 45 mm, CW 0.130-0.160, \emptyset = 0.144 (Weibchen) bzw. etwa 20-25 mm, \emptyset 21 mm, CW etwa 0.135-0.145, \emptyset 0.140 (Männchen). Mf_2 rudimentär, sehr viel kürzer als $Rs + M$; in Ausnahmefällen auch ganz fehlend, r-m vorhanden, etwa so lang wie $Rs + M$; cu-a deutlich proximal der Mf_1 -Basis; $Rsf_{2,3}$ und Mf_3 auf ganzer Länge getrennt; $Rs + M$ immer vorhanden, d.h. Diskoidal-Zelle schief trapezförmig und Rsf_1/m -cu nicht in einer Linie stehend. Membran im Bereich der Cubital-Zellen zwar gefärbt/verdickt, aber Aderverlauf immer deutlich erkennbar. Im Hinterflügel cu-a um mindestens die eigene Länge basal der Gabelung M/CuA stehend.

Differentialdiagnose: Von *F. brodiei* läßt sich *F. simillimum* n. sp. nur durch das deutlich geringere „crowding“, bei annähernd gleicher Flügelänge der Männchen, trennen. Von *F. berryi* unterscheidet sie sich, bei vergleichbarem „crowding“, durch die basaler stehende Querader cu-a, die längere r-m und die viel

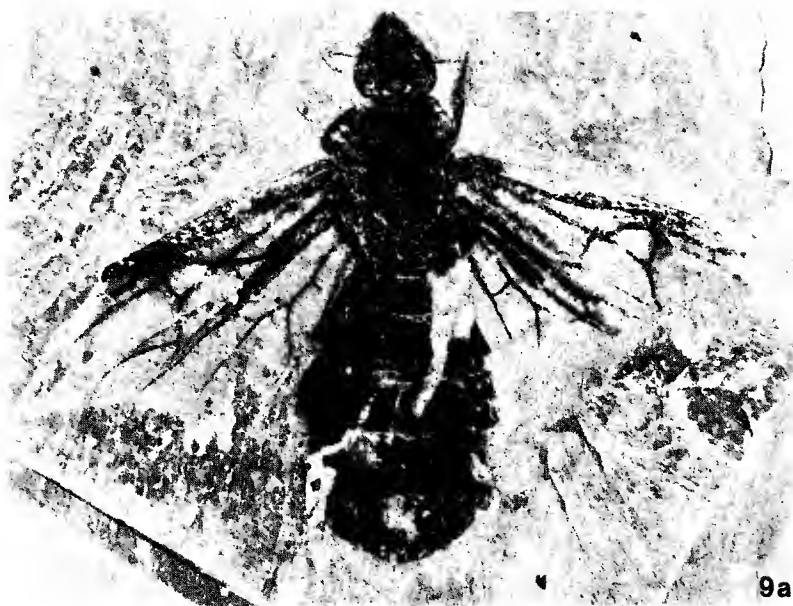
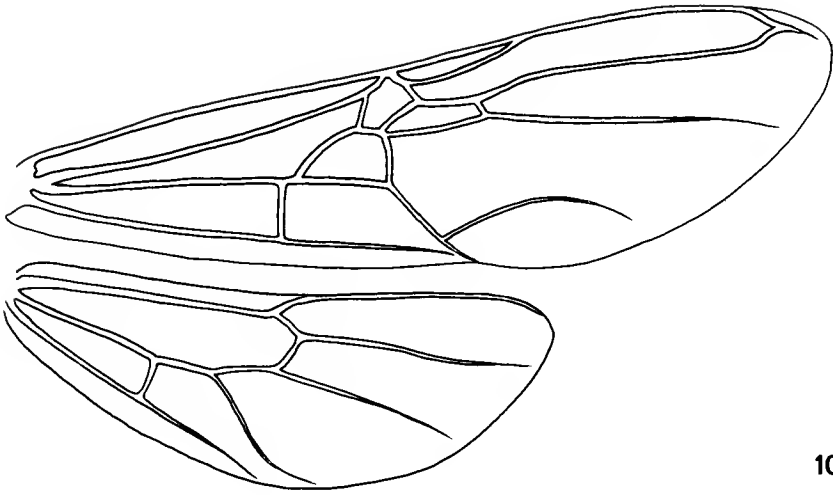


Abb. 9. *Formicium simillimum* n. sp. — Holotypus, SMF MeI 1006 (♀). — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

- a) Foto des Holotypus in Dorsalansicht; $\times 1.45$; Aufnahme E. PFILIPS (Senckenberg-Museum).
 b) Habituszeichnung des Holotypus in Dorsalansicht; $\times 1.4$. Man beachte die Größe der Antennen und der Ocellen.



10

Abb. 10. *Formicium simillimum* n. sp. — Holotypus, SMF MeI 1006; $\times 2.6$. Rekonstruktion der Flügeladerung. — Unteres Mittel-Eozän (unteres Lutetium), Ölschieferfazies der Messel-Formation; „Grube Messel“ bei Darmstadt, S-Hessen, Deutschland.

kürzere Mf_2 , die sogar völlig fehlen kann. Die Unterschiede zu *F. giganteum* n. sp. liegen, neben der geringeren Größe und kleineren „crowding“-Werten, in der Form der zweiten Cubital-Zelle und der Diskoidal-Zelle, die bei *F. giganteum* n. sp. viel weitergehende Reduktionen aufweisen.

Beschreibung des Holotypus: (SMF MeI 1006, ♀, 16-1983; Abb. 9): Körperlänge 53 mm, erhaltene Länge des re. Vorderflügels etwa 30 mm. Das Tier ist dorsoventral eingebettet und nahezu vollständig erhalten. Der Kopf zeigt die Frontalansicht. Erkennbar sind die Mandibeln mit etwa 11 Zähnen am linken Kaurand, der vorne schwach konvexe Clypeus, die beiden kurzen Fühler und die drei großen, eng stehenden Ocellen. Am Thorax sind Mesoscutum, Mesoscutellum und Epinotum unterscheidbar. Das rechte Vorderbein liegt nach vorne gestreckt, das linke angewinkelt, so daß nur Femur und Tibia erkennbar sind. Das rechte mittlere Bein liegt teilweise unter dem Vorderrand des Hinterflügels verborgen, das der linken Seite scheint zu fehlen oder ist unter dem Thorax verborgen. Die beiden Hinterbeine sind deutlich erkennbar. Der Petiolus ist nach hinten auf das erste Gastersegment gedrückt, läßt aber den konvexen Oberrand deutlich erkennen. Beide Flügelpaare sind bis auf die distalen Bereiche der Radialzellen der Vorderflügel vollständig erhalten und liegen etwa 55° nach hinten abgewinkelt. Die Gaster ist stark gequollen, so daß besonders zwischen den Segmenten II, III, IV und V die Intersegmentalhäute mit ihrer etwas helleren Färbung deutlich hervortreten. An der rechten Gasterflanke an Segmenten II und III ist ein Teil des Integumentes herausgerissen, Segmente II bis V weisen zusätzlich einige kleine Löcher auf. Die Stigmen sind, soweit vorhanden, lang schlitzförmig.

Maße des Holotypus (alle Maße in mm, Abkürzungen: Länge = L, maximal = max., rechts = re., links = li., Breite = B, mittlere = mittl., etwa = \pm):

Kopf:	L	8.1	B	7.5
— Kaurand der linken Mandibel:	L	1.6		
— Scapi:	L	2.65		
— Funiculus, re.:	L \pm	3.6		
Alitrunk:	L	14	B \pm	10.3
— Mesoscutum:	L	8.1	B	7.65
— Mesoscutellum:	L	3.75	B	5.75
— Metanotum:	L	0.9	B	3
— Epinotalstigmen:	L	2.2	B \pm	0.65
Beine:				
— Tibia I, re.:	L	4.7		
— Tibia II, re.:	L	5.8		
— Femur III, re.:	L \pm	5.8		
— Tibia III, re.:	L	7.8		
— Tarsus III, re.:	L	7.7		
Flügel:				
— Vorderflügel, re.:	R+Sc: 17.3; Rsf ₁ : 1.56; Mf ₁ : 3.75; Rsf _{2,3} : 2; Rsf ₄ : 2.8; Mf ₃ : 5; r-m: 0.9; m-cu: 2.5; cu-a: 2.65			
— Hinterflügel, re.:	M+CuA: 11.7; cu-a: 2.16			
Petiolus:	L	1.94	B	4.5
Gaster:	L \pm	27.2	B	18.1
— Gastersegment I:	L	3.4	B _{mittl.}	8.4
— Gastersegment II:	L	5.6	B _{mittl.}	12.8
— Gastersegment III:	L	5.5	B _{mittl.}	17.5
— Gastersegment IV:	L	5.3	B _{mittl.}	16.9
— Gastersegment V:	L	6.25	B _{max.}	13.1

Beschreibung der Paratypen:

Bemerkungen: Die zu den einzelnen Paratypen gemachten Angaben beziehen sich jeweils in gleicher Reihenfolge auf folgende Sachverhalte: Fundnummer (alle Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main, „SMF“), Geschlecht, Grabungsstelle, Jahr, ggf. Abbildung, Kurzbeschreibung oder zumindest Angaben über die Detailstrukturen, die für die Auswahl zum Paratypus ausschlaggebend waren und bereits an anderer Stelle beschrieben wurden (auf eine wiederholende Beschreibung allgemeiner Strukturen wird aus Platzgründen verzichtet).

Paratypus 1 (Allotypus; SMF MeI 335, ♂, 3-1981): Das Tier liegt zusammen mit Paratypus 2 (♀) auf einer Platte, etwa 10 mm hinter dessen Hinterleibsende, und wurde mit Sicherheit gleichzeitig eingebettet. Erhalten sind der Kopf, der Alitrunk, Teile der Beine und der Großteil des rechten Vorderflügels. Das Ende der Gaster dürfte das Hinterleibsende des Weibchens berührt haben. Bis auf den Vorderflügel ist das Exemplar nur mäßig erhalten; jedoch lassen sich keine wesentlich erscheinenden Unterschiede zu den Männchen von *F. giganteum* n. sp. feststellen. Einer rekonstruierten Flügelänge von rund 21 mm entspricht ein CW von 0.138. Die Aderung entspricht den oben beschriebenen Verhältnissen.

Paratypus 2 (SMF MeI 335, ♀, 3-1981): Das Tier liegt auf der gleichen Platte wie Paratypus 1, nur etwa 10 mm entfernt. Es ist bis auf Teile der rechten Körperflanke, die beim

Spalten des Ölschiefers verloren gingen, vollständig überliefert. Der linke Vorderflügel ist mit seiner Vorderkante auf die Gaster geklappt, zeigt also die morphologische Unterseite. Der Kopf zeigt die Frontalansicht und läßt folgende Details besonders deutlich erkennen, die mit den beschriebenen Gattungsmerkmalen übereinstimmen: Mandibeln, Clypeus, Scapi, Augen und Ocellen.

Paratypus 3 (SMF MeI 42, ♀, 15-1979): Erhalten sind der Kopf, ein Großteil des Alitrunk, die rechte Hälfte der Gaster, der basale Teil des rechten Vorderflügels und Femur, Tibia und Basitarsus des rechten Mittelbeines. Der Flügel weist aufgrund der Lage der Querader cu-a das Tier als zu *F. simillimum* n. sp. gehörig aus. Besonders gut erhalten sind am Kopf die drei Ocellen und der rechte Fühler.

Paratypus 4 (SMF MeI 330, ♀, 3-1981): Es handelt sich um einen isolierten, nahezu vollständigen Vorderflügel von 44 mm Länge und einem CW von 0.147. Rs + M ist nicht erhalten, ebenso das apikale Ende von CuA und A. Mf₂ völlig reduziert, d. h. Rsf_{2,3} und Mf₃ berühren einander an der Basis. Querader r-m deutlich vorhanden, cu-a proximal der Mf₁-Basis.

Paratypus 5 (SMF MeI 339, ♀, 3-1981): Erhalten sind der Kopf in Frontalansicht, der Thorax ohne das beim Spalten des Ölschiefers abgerissene Epinotum, der linke Vorderflügel, das linke Mittel- und Hinterbein. Die Vorderflügelänge beträgt etwa 45 mm, CW etwa 0.155.

Paratypus 6 (SMF MeI 348, ♀, 16-1981): Das Tier ist fast vollständig erhalten und etwa 45 mm lang. Es fehlen das linke Vorder- und Mittelbein und der größte Teil des linken Flügelpaares. Bemerkenswert ist die weit proximale Stellung von cu-a im rechten Hinterflügel.

Paratypus 7 (SMF MeI 411, ♀, 16-1982): Es fehlen der Kopf mit dem Pronotum und das Gastersegment V. Die beiden Flügelpaare sind bis auf die Spitzen der Vorderflügel vollständig überliefert. Bemerkenswert ist die sehr weit proximal der M/CuA-Gabelung stehende cu-a im Hinterflügel.

Paratypus 8 (SMF MeI 590, ♂, 16-1983): Es handelt sich um einen isolierten Vorderflügel, dessen distale Hälfte der Radial-Zelle fehlt. Bei einer geschätzten Länge von 22 mm ergibt sich ein CW von etwa 0.136.

Paratypus 9 (SMF MeI 983, ♀, 16-1983): Epoxidharz-Transferpräparat. Das Tier ist vollständig überliefert. Bemerkenswert ist der Kopf, der im Durchlicht deutlich die nierenförmigen Augen und die Form und Größe der Scapi zeigt.

Paratypus 10 (SMF MeI 989, ♀, 5-1984): Epoxidharz-Transferpräparat. Vollständig erhaltenes Exemplar mit sehr gut erkennbarer Flügelladerung in Dorsalansicht. Der Stachelapparat ist nicht erkennbar.

Bestimmungsschlüssel für die *Formicium*-Arten nach
Merkmalen der Flügelladerung.

- 1 cu-a deutlich basal der Abzweigung Mf₁-M + CuA; r-m und Rs + M etwa gleich lang: 2
- 1' cu-a gegenüber der Mf₁-Basis oder eine Aderbreite basal oder apikal davon; r-m deutlich kürzer als Rs + M oder beide völlig fehlend: 3
- 2 Mf₂ sehr viel kürzer als Rs + M oder völlig fehlend; Vorderflügelänge der ♀ etwa 40-50 mm (Ø 45 mm), CW etwa 0.13-0.16 (Ø 0.144), der ♂ etwa 20-25 mm (Ø 21 mm), CW etwa 0.135-0.145 (Ø 0.140): *F. simillimum* n. sp.

- 2' Mf_2 viel kürzer als $Rs + M$, aber ? nie fehlend; Vorderflügelänge (? ♂) 26 mm, CW 0.115: *F. brodiei* WESTWOOD 1854
- 3 $Rs + M$ und $r-m$ allenfalls in Form winziger Rudimente; Mf_2 fehlt völlig, d. h. Diskoidalzelle dreiseitig (♀) oder annähernd so (♂) und Rsf_1 und $m-cu$ mehr oder weniger deutlich in einer Linie stehend; $Rsf_{2,3}$ und Mf_3 berühren sich an der Basis (♂) oder mehr oder weniger weit miteinander verschmolzen (♂ und ♀); riesige Art: Vorderflügelänge der ♀ etwa 55-65 mm (Ø 59.3 mm), CW etwa 0.09-0.12 (Ø 0.105), der ♂ etwa 25-30 mm (Ø 27.4 mm), CW etwa 0.103-0.121 (Ø 0.110): *F. giganteum* n. sp.
- 3' $Rs + M$, $r-m$ und Mf_2 vorhanden, d. h. Diskoidal-Zelle schief trapezförmig; Rsf_1 und $m-cu$ nicht in einer Linie stehend; $Rs + M$ etwa doppelt so lang wie Mf_2 ; kleinere Art: Vorderflügelänge (? ♂) 26 mm, CW 0.1346: *F. berryi* (CARPENTER 1929)

Details zur Morphologie.

Flügeladerung der Gattung *Formicium*

[Terminologie nach BROWN & NUTTING 1950].

Vorderflügel:

Für alle vier untersuchten Arten gilt, daß die Cubital-Zellen sehr klein sind und im Bereich der Flügelmitte hinter dem Pterostigma liegen. Dieser Befund ist insofern von Bedeutung, als bei allen rezenten Ameisen-Arten mit zwei Cubital-Zellen diese sehr viel größer sind und weiter distal, d. h. im Bereich zwischen der Flügelmitte und dem äußeren Flügeldrittel liegen. Diese schon von CARPENTER (1929) bei der Bearbeitung von *F. berryi* beschriebene und von BROWN & NUTTING (1950) als „crowding“ bezeichnete Konzentration des Geäders auf die Mitte des vorderen Flügeldrittels läßt sich numerisch folgendermaßen ausdrücken: Mißt man die Länge des Cubital-Zellen-Komplexes von der Verzweigung $R + Sc/Rsf_1$ bis zur Ansatzstelle von $r-m$ an Mf_4 bzw. dem Verwachsungspunkt von Rsf_5 und Mf_4 und setzt diesen Wert (d_1) in Bezug zur Gesamtflügelänge (d_2), so ergeben sich für die Arten der Gattung *Formicium* Werte zwischen 0.09 und 0.156 (Abb. 8). Hinsichtlich der „crowding“-Werte rezenter Ameisen mit zwei Cubital-Zellen vergleiche man Tab. 1 (Formicinae mit nur einer Cubitalzelle wurden nicht berücksichtigt).

Tabelle 1. „crowding“-Werte rezenter Formicidae-Unterfamilien. — Bei den CW handelt es sich jeweils um Mittelwerte verschiedener Gattungen und Arten nach Abbildungen bei BROWN & NUTTING (1950), CREIGHTON (1950) und TAYLOR (1978).

Rezente Unterfamilie	„crowding“-Wert (CW)
Nothomyrmecinae-♂	0.307
Myrmecinae	0.28
Ponerinae	0.25
Dorylinae	0.26
Pseudomyrmecinae	0.224
Myrmicinae	0.23
Dolichoderinae	0.24

Der Gesamtdurchschnitt der rezenten Unterfamilien liegt bei 0.256, wobei der kleinste ermittelte Wert (0.20) von *Pogonomyrmex* sp. (Myrmicinae) und der größte (0.307) von *Nothomyrmecia*-Männchen erreicht wird.

Daraus ergibt sich zum einen, daß die CW aller rezenten Unterfamilien deutlich über den bei *Formicium* zu beobachtenden Maxima liegen und zum anderen, daß offensichtlich die plesiomorphen Flügel der Nothomyrmecinae, Myrmecinae und vieler Ponerinae relativ große CW aufweisen, wogegen stärker die apomorphen Flügel der jüngeren Unterfamilien, wie die Myrmicinae und Dolichoderinae, bereits deutlich kleinere Werte zeigen. Möglicherweise äußert sich in dieser Konzentration eine allgemeine Evolutionstendenz der Flügeladerung innerhalb der Formicidae. Eine Untersuchung der Einzelelemente der Flügeladerung der Gattung *Formicium* und der sich abzeichnenden Evolutionstendenzen innerhalb der Gattung ergibt einige interessante Aspekte im Hinblick auf möglicherweise bestehende Verwandtschaftsbeziehungen und auch auf eine funktionsmorphologische Bedeutung des „crowding“.

Wie bereits mehrfach erwähnt, zeigen die plesiomorphen Flügel von *F. simillimum* n. sp., *F. brodiei* und *F. berryi* (bis auf 1r) noch den Ader-Grundbestand des „Urameisen“-Flügels. Es sind dies: C, R + Sc, R₁, Rsf₁, Rsf_{2,3}, Rsf₄, Rsf₅, 2r, r-m, M + CuA, Mf₁, Mf₂, Mf₃, Mf₄, Rs + M, m-cu, CuA₁, cu-a und A. Insofern unterscheiden sie sich nicht von denen der Nothomyrmecinae und anderer. Im Zuge einer Reduktion der Aderung werden Rs + M und r-m zunehmend verkürzt und Mf₂ verschwindet schon sehr früh völlig. Gerade bei den großen Flügeln von *F. giganteum* n. sp. sind die weitestgehenden Reduktionen zu beobachten: Mf₂ fehlt völlig, Rs + M und r-m findet man nur noch selten in Form sehr kurzer Verbindungsstücke, so daß die Diskoidal-Zelle fast immer dreieckig ist und Rsf₁ und m-cu in einer Linie zu stehen kommen („on-lining“ sensu BROWN & NUTTING 1950). Bei den Weibchen (in seltenen Fällen auch bei Männchen) kommt es zu einer mehr oder weniger weitgehenden Verschmelzung von Rsf_{2,3} und Mf₃, ausgehend von der Ansatzstelle Rsf₁/m-cu, so daß die zweite Cubital-Zelle sehr klein wird und aufgrund des Fehlens von r-m einen augenförmigen Umriss erhält. Durch das Verschwinden von r-m kommt es darüber hinaus zur Bildung einer scheinbaren Überkreuzung zwischen 2r/Rsf₄/Mf₄ einerseits und Mf₃/Rsf₅ andererseits. All dies führt zu einer frappierenden Ähnlichkeit der *F. giganteum*-Flügel mit denen vieler Formicinae. Dies um so mehr, wenn man die bei rezenten Formicinae gelegentlich auftretenden Atavismen in Betracht zieht, wie z. B. bei *Lasius* sp. eine kleine, ebenfalls durch Rsf_{2,3} und Mf₃ begrenzte 2. Cubital-Zelle oder ein an Mf₃ sitzender kurzer Rsf_{2,3}-Stummel. Wie jedoch die konvergente Herausbildung dieses „type formica“ (sensu EMERY 1913) bei einigen Myrmicinae-Genera zeigt (z. B. *Stenamma* WESTWOOD 1840, *Tetramorium* MAYR 1855 und *Daceton* PERTY 1833) ist die oben beschriebene Ähnlichkeit zu den Formicinae irreführend. Geht man davon aus, daß zum Grundbauplan eines Formicinae-Flügels keine zweite Cubital-Zelle mehr gehört und die Diskoidal-Zelle noch von Mf₁, Rs + M, m-cu und CuA begrenzt wird, also trapezförmig ist, so können die Entstehung einer dreiseitigen Diskoidal-Zelle bei *Formicium giganteum* n. sp. und den Camponotini, bzw. die Bildung der beschriebenen scheinbaren Überkreuzung nur als Ergebnis einer Parallelentwicklung oder als Konvergenzen verstanden werden. Bei der habituellen Ähnlichkeit auch zu den Dolichoderinae, ist in diesem Zusammenhang andererseits interessant, daß diese Unterfamilie hinsichtlich der beobachtbaren Entwicklungstendenzen der

Flügeladerung grundlegende Unterschiede zu denen der Gattung *Formicium* zeigt: Es ist nie die geringste Tendenz zu einer Reduktion von $Rs + M$ erkennbar und auch $r-m$ stellt ein äußerst konstantes Aderungselement dar, das nur selten, z.B. bei *Bothriomyrmex* EMERY 1869 und *Tapinoma* FOERSTER 1850 (teilweise), reduziert wird. Die Diskoidal-Zelle behält also immer ihren vierseitigen Umriss (selbst bei *Bothriomyrmex*!) und durch eine häufige Reduktion von Rsf_4 kommt es zu einem „on-ling“ von $2r/r-m$, was zu einer für viele Dolichoderinae typischen „Kreuz“-Bildung zwischen $2r/r-m$ und $Rsf_{2,3}/Rsf_5$ führt.

Hinterflügel:

Bedauerlicherweise gibt es nach wie vor keine, der klassischen Arbeit von BROWN & NUTTING (1950) vergleichbare Untersuchung über Ameisen-Hinterflügel, so daß z.Z. nur auf eine geringe Anzahl von Flügeln zurückgegriffen werden kann und die hier angestellten Betrachtungen zwangsläufig die Frage nur anreißen können. Die Aderung der beiden Messeler *Formicium*-Arten unterscheidet sich nur in einem geringfügigen Detail: Bei *F. simillimum* n. sp. steht $cu-a$ um mindestens die eigene Länge basal der Verzweigung von $M + CuA$. Ansonsten stimmt die Aderung nahezu in allen Details mit den am stärksten plesiomorphen rezenten Flügeln überein. Auch die *Dorylus*-Männchen sind bis auf die geschlossene Radial-Zelle und die geringere Anzahl der Hamuli praktisch identisch. Derartige plesiomorphe Hinterflügel bieten kaum Ansatzpunkte zur Klärung phylogenetischer Fragen. Als einzige Apomorphie kann wohl die enorm erhöhte Anzahl der Hamuli gelten, ein Merkmal, das sicher in Zusammenhang mit dem extremen Gewicht dieser Arten zu sehen ist.

Funktionsmorphologische Aspekte der Flügeladerung:

Neben dem „crowding“ kann eine auffällige Verdickung (kenntlich an einer Braunfärbung) basaler Bereiche der Flügelmembran und entlang der Adern als weiteres diagnostisches (und konstitutives?) Merkmal gelten. Davon betroffen sind im Vorderflügel besonders der Bereich zwischen C und $R + Sc$ bis zur Einmündung von R_1 in den Vorderrand, die basalen Bereiche von $M + CuA$ und A , sowie der Bereich der beiden Cubital-Zellen. Hier kann die Braunfärbung/Verdickung so extrem entwickelt sein, daß es schwer fällt, den genauen Verlauf von Rsf_1 , $2r$, $Rsf_{2,3}$ usw. zu ermitteln. Im Hinterflügel erstrecken sich diese Versteifungen hauptsächlich auf den Bereich zwischen C und $R + Sc$ bis zu deren Einmündung in den Vorderrand und auf schmale Säume entlang der basalen Längsaderabschnitte. Da eine vergleichbare Versteifung der Flügelvorderkanten bei den recht großen *Dorylus*-Männchen auftritt (Konvergenz), muß dies sicherlich als Versuch verstanden werden, die notwendige Stabilität des Flügels, besonders seiner Vorderkante, zu sichern.

Auch auf funktionsmorphologische Zwänge, die zur Herausbildung des „crowding“ geführt haben, gibt es erste interessante Hinweise: Es scheint sich um eine Strategie zu handeln, die Lage der Adern des bereits an Einzelementen armen Formicidae-Grundmusters dahingehend zu optimieren, daß die nötige Auftriebsarbeit geleistet werden kann. Die Notwendigkeit einer solchen Optimierung wird ersichtlich, wenn man berücksichtigt, daß z. B. für *F. giganteum* n. sp., als Folge der

sekundären Größenzunahme, mit einem Anwachsen der Flügelflächenbelastung auf das etwa 6·5- bis 8fache der Werte der Weibchen von *Lasius niger* (LINNAEUS 1758) zu rechnen ist, d. h. in Absolutwerten ausgedrückt, mit einer Flächenbelastung von bis zu etwa 0·35 g/cm² [im Vergleich hierzu: *Vespa crabro* (LINNAEUS 1758) 0·26 g/cm², nach PROCHNOW 1928]. Diesbezügliche Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen und sollen zu einem späteren Zeitpunkt publiziert werden.

Stachelapparat der Gattung *Formicium*.

Vorbemerkung:

Zur Präparation siehe S. 180. Grundlage für die nachfolgende Beschreibung des Stachelapparates sind vier Transferpräparate (SMF Me 998, 1219, 1220, 1221), die alle zur größeren der beiden Arten — *F. giganteum* n. sp. — gehören. Die sicher zu *F. simillimum* n. sp. zu stellenden Präparate erlauben leider aufgrund ihres schlechten Zustandes keine detaillierten Aussagen. Sicher ist nur, daß auch sie keinen stark sklerotisierten, funktionsfähigen Stachel mehr besaßen und der ganze Komplex die gleiche relative Größe aufweist wie der von *F. giganteum* n. sp. (HLMD Me 590).

Eine exakte, allen Anforderungen genügende Beschreibung der zu beobachtenden Sklerite bereitet insofern Schwierigkeiten, als im Verlauf der Diagenese die Tiere bis auf Bruchteile eines Millimeters komprimiert wurden, so daß nun Tergite, Sternite und der davon umhüllte Stachelapparat zu einem mehrschichtigen Komplex deformiert wurden. Dabei kam es an den ehemals gewölbten Skleriten zu einer z. T. beträchtlichen Faltenbildung, die das Bild zusätzlich kompliziert. Ein weiteres Problem besteht darin, daß die Randbereiche einiger Teile des Stachelapparates nur sehr schwach sklerotisiert und nahezu durchsichtig sind und dementsprechend vor dem dunklen „Hintergrund“ der Tergite und Sternite bestenfalls schemenhaft erkennbar sind. Dies gilt besonders für QP, OP und SP. Auch ist es nicht möglich, im Durchlicht die Umrisse stark sklerotisierter Strukturen zu trennen, wenn sie, wie gelegentlich bei TP und DA der Fall, durch die Pressung aufeinander zu liegen kamen.

Zur Terminologie des Formicidae-Stachelapparates:

Im Verlauf der letzten 100 Jahre wurden die Sklerite des Stachelapparates von den verschiedenen Bearbeitern immer wieder mit unterschiedlichen Namen belegt, so daß inzwischen eine umfangreiche Synonymie vorliegt; siehe MASCHWITZ & KLOFT (1971), BLUM & HERMANN (1978a) und KUGLER (1978). Um eine notwendige, aber unvorteilhafte Ergänzung der eingeführten deutschen Terminologie zu vermeiden, folge ich, soweit möglich, der sehr detaillierten englischen Bezeichnungsweise von BLUM & HERMANN (1978a) und KUGLER (1978).

Liste der verwendeten Abkürzungen (in Klammern zur Orientierung einige wichtige deutsche Bezeichnungen):

AA	Anal arc	Ls	Lancet shaft
AAB ¹	Anal arc basis	OP	Oblong plate (Oblonge Platte)
A-LE	Anterolateral extensions	QP	Quadrante plate (Quadratische Platte)
BR ²	Basal ridge	Ra1	First ramus (Stechborstenbogen)
DA	Dorsal apodeme	Ra2	Second ramus
FA	Fulcral arm	SB	Sting bulb
Fu	Furcula (Gabelbein)		
Go	Gonostyli (Stachelscheiden)		
Ln	Lancet		

SP	Spiracular plate (Tracheenplatte)	VC	Valve chamber
SS	Sting shaft	2 Vlv	Second valvifer (Stachelrinne)
TP	Triangular plate (Winkel)	1 =	neue Bezeichnung und Abkürzung
VA	Ventral apodeme	2 =	neu eingeführte Abkürzung

Beschreibung der einzelnen Sklerite:

Sicher identifizierbar sind:

- Fu** Die Furcula ist flach Y-förmig, wie bei vielen Myrmicinae und Pseudomyrmecinae. Der unpaare „dorsal arm“ ist etwas kürzer als die beiden „lateral arms“ und könnte aufgrund der zu beobachtenden Verdrehungen seitlich abgeflacht sein. Die „lateral arms“ sind apikal deutlich verjüngt und stark eingebogen (SMF MeI 1220).
- BR** Der „basal ridge“, ein stark sklerotisierter Wulst am Ende der Stachelbasis (SB), ist in allen Präparaten deutlich erkennbar. Seine Form entspricht einem breiten Hufeisen. Besonders an SMF MeI 1219 (Abb. 6) sind die beiden „anterolateral extensions“ (A-LE) und die beiden VA („ventral apodemes“) klar unterscheidbar. Diese am lebenden Tier auf der Ventralseite des BR liegenden Fortsätze sind während der Fossilisation nach außen gedrückt worden.
- A-LE**
- VA**
- 2Vlv** Der als „second valvifer“ (2Vlv) bezeichnete Komplex aus „sting base“ (SB), „valve chamber“ (VC) und „sting shaft“ (SS), d. h. der eigentliche Stachel (Aculeus) erreicht nur noch eine Länge von durchschnittlich 1.4 mm und eine Breite von 0.8 mm. Gemessen an einer durchschnittlichen Gasterlänge von über 30 mm ist dieser zentrale Teil des Stachelapparates bereits sehr weitgehend reduziert. Soweit aufgrund der schwachen Sklerotisierung, d. h. Dunkelfärbung, erkennbar, zeigt dieser Teil des Apparates ähnliche Proportionen wie z. B. bei *Messor* FOREL 1890, *Procryptocerus* EMERY 1887 und *Atopomyrmex* ANDRÉ 1889 (Myrmicinae; KUGLER 1978). Bei *Formicium* scheint der rudimentäre SS sogar relativ noch kürzer als bei den genannten Gattungen zu sein, die als typische Vertreter des „4. Reduktionsstadiums“ sensu KUGLER (1978) gelten können, für die wahrscheinlich gemacht werden konnte, daß sie bereits zu einer „chemischen Verteidigung“ übergegangen sind.
- SB,**
- VC,**
- SS**
- Ra1** Die beiden „first rami“, die Stechborstenbögen, sind als kräftig sklerotisierte, flache Bögen beiderseits der Fu erkennbar. An Exemplar MeI 1219 (Abb. 6) ist im Durchlicht deutlich zu sehen, daß es sich um hohle Strukturen handelt. Eigenartigerweise sind die Ra1 in allen Präparaten nur von den TP bis kurz vor die A-LE des BR zu verfolgen. Dies kann eigentlich nur bedeuten, daß bei *Formicium* die Ln bereits bis auf die basalen Bereiche (Ra1) reduziert sind und damit ein den Formicinae vergleichbares Reduktionsstadium erreicht haben. Bei diesen sind die Ra1 ebenfalls stark verkürzt, schwach sklerotisiert und am Ende sogar spatelförmig verbreitert (BEYER 1891; FOERSTER 1912).

- TP Die „triangular plates“ am proximalen Ende der Ra1 sind meist nur schwer erkennbar (Überlagerung durch DA); ohne bemerkenswerte Besonderheiten.
- Ra2 Die „second rami“ sind wesentlich dünner als die Ra1 und verlaufen annähernd parallel zu diesen. Bei SMF MeI 998 und 1219 sind sie von den
- DA DA („dorsal apodemes“) der OP bis zu ihrer Anwachsstelle neben den VA des BR zu verfolgen.
- OP Von den dorsal des Stachels liegenden Oblongen Platten ist nur der stärker sklerotisierte Teil („dorsal ridge“ des „posterior arm“) in Form einer linealischen, zum Ende hin schwach verbreiterten Struktur nachweisbar. Ob die OP bereits völlig auf diesen Bereich reduziert waren, wie dies häufig bei Vertretern der Dorylinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, Aneuretinae und Formicinae zu beobachten ist, oder ob die dünnen Randbereiche vor dem dunklen „Hintergrund“ nur nicht erkennbar sind, muß einstweilen offen bleiben.
- FA Die „fulcral arms“ — stärker sklerotisierte, langgestreckt dreieckige Plättchen am „ventral arm“ der OP (rudimentäres 8. Sternum) — sind in ihrer Form noch sehr ursprünglich, d. h. sie zeigen ähnliche Proportionen wie diejenigen der Ponerinae.
- QP Die als Quadratische Platten interpretierten Teile des Stachelapparates sind lang rechteckig mit einem zur SB gerichteten Fortsatz, bei dem es sich um die Basis des reduzierten „anal arc“ handeln dürfte (AAB). Eine weitgehende Reduktion des „anal arc“ ist von Dolichoderinae und Dorylinae bekannt, bei *Odontomachus* LATREILLE 1805 (Ponerinae), den Aneuretinae und den Formicinae fehlt er völlig.

Nicht nachzuweisende Sklerite:

- Go Gonostyli (Stachelscheiden) sind in keinem Fall erkennbar, was unter Umständen bedeuten könnte, daß sie bereits stark reduziert und nur schwach sklerotisiert waren. Das unter dem 5. Tergiten verborgen liegende 6. Stigmenpaar ist zwar in allen Fällen erkennbar; die dazu gehörenden
- SP Hemitergite (Spiracular plates) (= Tracheenplatten) waren bisher jedoch noch nicht nachweisbar. Dies mag ebenfalls auf eine nur schwache Sklerotisierung zurückzuführen sein.
- LS Die eigentlichen Stechborsten mit den im basalen Bereich ansitzenden Valven („elastische Plättchen“, valves) sind bei keinem der Präparate nachweisbar (siehe Ra1), obwohl gerade sie als stark chitinisierte Teile der
- Ln Ln genau wie die Ra1 sicher erkennbar sein müßten. Da ein „selektiver“ Verlust der LS aufgrund einer „Sollbruchstelle“ auszuschließen ist, kann dieser Befund nur mit ihrer Reduktion erklärt werden. Dies deckt sich im übrigen mit der zu beobachtenden extremen Reduktion des SS.

Zusammenfassung und Interpretation der Befunde:

Was zunächst ins Auge fällt, ist die äußerst geringe Größe des Stachelapparates, der nur etwa ein Drittel der Länge des 5. Tergiten erreicht. Bei den *Formicium*-

Arbeitern dürfte der Stachelapparat unter Umständen relativ noch kleiner gewesen sein, wie aus den Vergleichen von ♀ und ♂ z. B. bei *Promeranoplus* EMERY 1914 und *Lachnomyrmex* WHEELER 1910 (Myrmicinae) zu schließen ist (KUGLER 1978). Aus der Lage der einzelnen Sklerite kann man mit gutem Grund schließen, daß der Apparat vermutlich auch beim lebenden Tier dorsoventral abgeflacht war. Die Basis des „Aculeus“, d. h. die SB mit der rudimentären „valve chamber“ ist sehr breit; das Verhältnis Gesamtlänge zu Breite beträgt etwa 1:75 (bei *Odontomachus* LATREILLE 1805 8-66, bei *Amblyopone* ERICHSON 1842 sogar 10:8). Vergleichbare Verhältnisse trifft man unter anderem bei Arten der Gattungen *Aphaenogaster* MAYR 1853 und *Messor* FOREL 1890 an, wo dieser Befund von KUGLER (1978) damit erklärt wird, daß diese Arten bereits zu einer „chemischen Verteidigung“ übergegangen sind und die verbreiterte SB der Aufnahme der enorm vergrößerten Ausführungsgänge der Giftdrüse und der Dufour'schen Drüse dienen. Auch die Abflachung des ganzen Komplexes und seine Lage im hintersten Bereich der Gaster wird mit dem erhöhten Platzbedarf dieser beiden Drüsen erklärt. Da bei *Formicium* mit Sicherheit ein funktionsfähiger Stachel fehlt (reduzierte LS und SS) erscheint es durchaus wahrscheinlich, daß auch sie bereits zu einer „chemischen Verteidigung“ übergegangen waren. Bemerkenswert ist dabei allerdings die noch sehr plesiomorphe Ausbildung der Furcula und der Stachelbasis mit ihrem kräftigen „basal ridge“. Da der Furcula eine entscheidende Bedeutung beim Plazieren des Stiches zukommt, ein funktionsfähiger Stachel aber bereits fehlt, kann ihr Vorhandensein im vorliegenden Fall nur damit erklärt werden, daß sie erst recht spät im Verlauf einer Stachelreduktion zurückgebildet wird. Als Hinweis auf die Richtigkeit dieser Hypothese können die Befunde von FOERSTER (1912) und KUGLER (1978) gelten: Beide konnten innerhalb der Myrmicinae nachweisen, daß vereinfacht ausgedrückt, bei einer Reduktion zunächst hauptsächlich die terminalen Teile des Aculeus verkürzt werden und einen schwächeren Sklerotisationsgrad aufweisen, wogegen die basalen Teile in ihrer ursprünglichen Form zunächst erhalten bleiben. In diesem Sinne interpretierbar ist auch die Tatsache, daß selbst viele Formicinae noch eine Fu in Form eines winzigen Plättchens besitzen (FOERSTER 1912). Bei MASCHWITZ & KLOFT (1971) findet man einen in diesem Zusammenhang bemerkenswerten Hinweis auf eine Funktionslosigkeit des Stachels von *Formicium*. Die beiden Autoren diskutieren einen Zusammenhang zwischen der schnellen, auf größere Distanz wirksamen „chemischen Verteidigung“ und einer sekundären Verdünnung des Integumentes. Ameisen, die mit ihrem Stachel einen gut platzierten Stich anbringen müssen, kommen dabei zwangsläufig in einen engen und z. T. längeren Kontakt mit dem Gegner, und müssen deshalb durch genügende „Panzerung“ die eigene Verletzungsgefahr so gering wie möglich halten. Ameisen hingegen, die sich durch Verspritzen von Gift verteidigen, können zum Gegner Distanz halten und deshalb auch auf diese Panzerung verzichten. Diese Überlegungen stimmen gut mit den Befunden bei den Formicinae und ganz besonders bei den Dolichoderinae überein. Das offensichtlich recht dünne Integument von *Formicium* (vgl. Holotypus SMF MeI 998) könnte demnach ebenfalls auf eine bereits entwickelte Strategie der „chemischen Verteidigung“ hindeuten. Eine Gewichtsersparnis durch ein dünneres Integument dürfte im übrigen für diese großen und massigen Tiere auch im Hinblick auf die Auftriebsprobleme beim Hochzeitsflug von Bedeutung gewesen sein.

TAYLOR (1978) sieht darüber hinaus in der Gaster-Morphologie innerhalb des „formicoid complex“ eine wichtige Präadaption für die Herausbildung der beson-

ders für die Formicinae so wichtigen Aufnahme von Flüssignahrung und deren Speicherung in einem Kropf (extreme Ausprägung bei den „Honigtöpfen“ verschiedener Arten) und deren Rolle bei der Entwicklung eines komplexen Sozialverhaltens dieser Arten („Sozialmagen“). Hierin sieht er den entscheidenden Unterschied zwischen den Angehörigen des „poneroid complex“ und des „formicoid complex“. Die ersteren besitzen alle, neben einem recht dicken, unflexiblen Integument, ein zu einer Röhre umgewandeltes („tubuläres“) Abdominalsegment IV, welches zusammen mit dem III. Segment (Postpetiolus) ein Kugelgelenk bildet und die Beweglichkeit der Gaster erhöht. Die Arten besitzen damit eine nur bedingt dehnungsfähige Gaster. Anders hingegen liegen die Dinge bei den Angehörigen des „formicoid complex“. Sie alle zeichnen sich durch freie, durch Intersegmentalhäute verbundene Tergite und Sternite an Abdominalsegment IV aus (Symplesiomorphie), wodurch die Dehnbarkeit gewährleistet und die Herausbildung eines Kropfes ermöglicht wurde. Da *Formicium*, wie aus dem bei den Fossilien in der Regel gequollenen Hinterleib zu ersehen ist, ebenfalls eine sehr dehnbare Gaster besaß, ergeben sich durchaus gute Hinweise auf eine wahrscheinlich vorhanden gewesene Sozialstruktur bei dieser Gattung. Gestützt wird diese These im übrigen auch durch die Tatsache, daß diese Art in den Sedimenten von Messel relativ häufig gefunden wird (10-4% der Gesamtfunde), was auf größere, produktive Völker schließen läßt.

Im Hinblick auf die Frage der phylogenetischen Stellung der Formicinae innerhalb des „formicoid complex“ ist ein Vergleich ihres Stachelapparates mit demjenigen der in Frage kommenden möglichen Verwandten von besonderem Interesse: aufgrund ihres plesiomorphen, keinerlei Reduktionstendenzen zeigenden Stachels scheiden die Nothomyrmecinae von vorneherein aus. Auch deutlich gegen eine zunächst durchaus nicht auszuschließende Verwandtschaft mit den Aneuretinae und Dolichoderinae spricht, daß es bei diesen beiden Unterfamilien offensichtlich schon sehr früh zu einer Verschmelzung der Furcula mit der Stachelbasis, d. h. einem völligen Verlust dieses Sklerites kam, obwohl gerade die Aneuretinae noch einen langen, stark sklerotisierten und sicher auch funktionsfähigen Stachel besitzen (BLUM & HERMANN 1978b). Hierin äußert sich eine grundlegend andere Entwicklungstendenz dieser beiden Unterfamilien im Vergleich zu den Formicinae und auch den Formicini. Gerade die letztgenannte Unterfamilie besitzt noch in vielen Fällen (*Formica* LINNAEUS 1758, *Camponotus* MAYR 1861 und *Lasius* FABRICIUS 1804; siehe FOERSTER 1912) ein Furcula-Rudiment, trotz der starken Reduktion der übrigen Elemente des Stachelapparates. Diese Unterfamilie kann hinsichtlich ihres Stachelapparates in folgenden Punkten gegen die Formicinae abgegrenzt werden: (1) Die Furcula der Formicinae ist bestenfalls in Form eines winzigen, schwach sklerotisierten Plättchens erhalten. (2) Die Stachelrinne (2Vlv) der Formicinae ist zu einem schmalen Quersteg reduziert, BR und VC fehlen völlig. (3) Die Formicinae besitzen weitgehend verwachsene OP und Ra2 (= „verschmolzenes Chitinstück“, „V“, sensu FOERSTER 1912). All diese Merkmale fehlen den Formicini mit Sicherheit. Es erscheint aber durchaus möglich, daß der Stachelapparat der Formicinae ein den Verhältnissen bei *Formicium* vergleichbares Stadium durchlaufen hat, besonders wenn man berücksichtigt, daß *Formicium* bereits stark verkürzte Ln und weitgehend reduzierte 2Vlv aufweist. Die Besonderheiten des Stachelapparates von *Formicium* werden als plesiomorphe „Vorstufen“ des Formicinae-Stachels interpretiert, die bei der angenommenen Synapomorphie der früheren Verkürzung der Ln bis auf die Ra1 für ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Taxa sprechen

(siehe Abb. 11). Bei diesem angenommenen Schwestergruppenverhältnis gewinnt die Frage des Entstehungszeitpunktes der Acidopore als dem vielleicht eindeutigsten konstitutiven Merkmal der Formicinae, das auch an Fossilien erkennbar sein kann, eine große Bedeutung. Die Entstehung der Acidopore ist sicherlich eng korreliert mit der Reduktion des Aculeus und dem dadurch notwendigen Übergang zur „chemischen Verteidigung“. Bislang liegen keine Fossilfunde vor, die eine Aussage darüber erlauben, wann innerhalb der Stammgruppe der *Formicinae erstmals eine Acidopore herausgebildet wurde. Die Tatsache, daß an einer fossilen Ameise, wie im vorliegenden Fall, keine Acidopore nachweisbar ist, spricht zunächst weder gegen eine Zugehörigkeit zur Stammgruppe der Formicinae, noch gegen eine Zugehörigkeit zu den *Formicinae selbst, weil diese „Spritzöffnung“ nicht immer im stark sklerotisierten Teil des Hypopygium (= Sternit VII) liegen muß. HUNG & BROWN (1966) konnten vielmehr zeigen, daß sie besonders bei den Camponotini auch ganz oder teilweise im nur schwach sklerotisierten Randbereich des Hypopygium liegen kann, d. h. an Fossilien nicht erkennbar sein muß. Dies gilt um so mehr, wenn — wie im Falle der Messeler Funde — die Fossilien nur noch als dünne, zweidimensionale Reste vorliegen und es im Durchlicht zu einer Überlagerung verschiedenster Strukturen kommt. Bei dem von *Formicium* erreichten Reduktionsstadium des Stachelapparates erscheint es sehr unwahrscheinlich, daß bereits eine Acidopore entwickelt war und lediglich erhaltungsbedingt nicht erkannt werden kann. Der in vielerlei Hinsicht im Vergleich zu den Formicinae noch recht plesiomorphe Entwicklungsstand des Stachelapparates von *Formicium* spricht eher gegen eine Zugehörigkeit zur Stammgruppe der *Formicinae.

Diskussion der phylogenetischen Stellung der Formiciinae n. sf.

(Siehe hierzu auch unter: „Details zur Morphologie“.) Die hier untersuchten Arten der Gattung *Formicium* WESTWOOD 1854 gehören mit Sicherheit in den „formicoid complex“, wo sie schon aufgrund ihrer Größe und des beschriebenen „crowding“ eine isolierte Stellung einnehmen. Als entscheidend wichtig für eine Klärung ihrer phylogenetischen Stellung erwies sich, neben der Ausbildung des Petiolus zu einer aufrecht stehenden, elliptischen Schuppe, die Morphologie des Stachelapparates, mit den bis auf die „first rami“ (Ra1) reduzierten Lanzetten. In dieser Hinsicht stimmen sie mit den Formicinae überein, deren Lanzetten ebenfalls bis auf dünne, schwach sklerotisierte, häufig apikal spatelförmig verbreiterte Reste reduziert sind. Es erscheint durchaus wahrscheinlich, daß die Formicinae im Verlaufe ihrer Entwicklung ein vergleichbares Stadium durchlaufen haben. Bereits für die Formiciinae kann eine „chemische Verteidigung“ als wahrscheinlich gelten, weil ihr Stachelapparat mit Sicherheit nicht mehr zum Stechen geeignet war. Gegen eine zunächst möglich erscheinende Zugehörigkeit der Gattung *Formicium* zur Stammgruppe der Formicinae oder gar den *Formicinae selbst, sprechen jedoch folgende Befunde:

(1) Hinsichtlich der Ausbildung der Diskoidal-Zelle, die sowohl bei *Formicium giganteum* n. sp. als auch bei den Formicinae-Camponotini dreiseitig ausgebildet ist, handelt es sich um eine Konvergenz, wie ein Vergleich der stärker plesiomorphen Flügel von *F. brodiei*, *F. berryi* und *F. simillimum* n. sp. mit dem Grundbauplan

der Formicinae-Flügel zeigt. Zum Grundmuster dieser Unterfamilie gehört offensichtlich, daß die zweite Cubital-Zelle bereits völlig fehlt, wogegen die Diskoidal-Zelle noch ihren vierseitigen Umriss beibehält. Bei den Formiciinae verlaufen diese Reduktionen annähernd parallel zueinander, d.h. die Verkürzung von $R_s + M$, $R_{sf_{2,3}}$ und $r-m$ findet mehr oder weniger gleichzeitig statt, so daß die Diskoidal-Zelle bereits ihren dreiseitigen Umriss aufweist, während die zweite Cubital-Zelle noch deutlich vorhanden ist.

(2) Trotz der Übereinstimmung der Stachelapparate hinsichtlich der Reduktion von Ln , sind die Formiciinae noch in vielerlei Hinsicht sehr viel ursprünglicher als die Formicinae. So sind an den verwachsenen „second valviferae“ (2Vlv, Stachelrinne, Aculeus) noch ein vollständiger „stingbulb“ mit „basal ridge“ und einer „Spitze“ (SS) zu unterscheiden und die „Oblongen Platten“ sind noch nicht mit den „second rami“ (Ra2) verwachsen. Im Gegensatz dazu ist bei den Formicinae der Aculeus vollständig bis auf einen „Quersteg“ reduziert und in allen Fällen sind die Ra2 mit den OP teilweise verwachsen. Auch besitzen sie bestenfalls noch einen winzigen, kaum noch erkennbaren Rest einer Furcula, wogegen dieser Sklerit bei *Formicium* noch in seiner ursprünglichen Form erhalten ist.

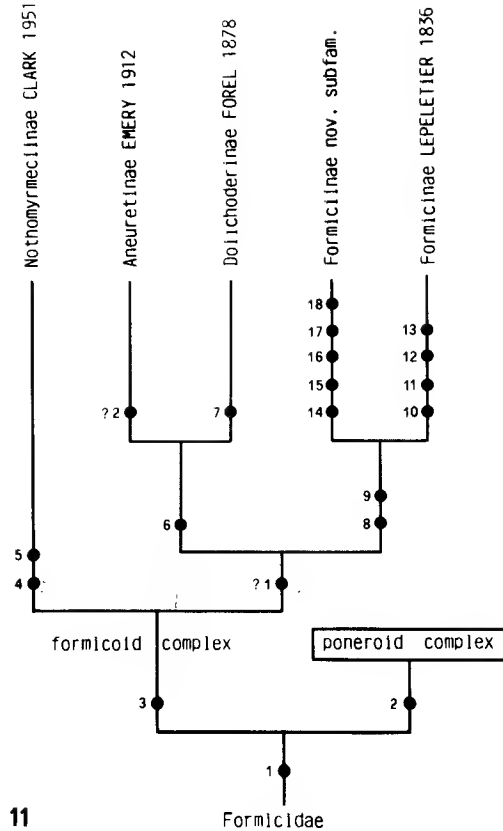
(3) Auch hinsichtlich des Fühlerbaues besteht ein deutlicher Unterschied zu den Formicinae, deren Männchen, wie die Weibchen, stark verlängerte Scapi besitzen, ein sicherlich abgeleitetes Merkmal, das sonst nur noch (als Konvergenz) bei einigen Myrmicinae (z.B. *Atta* sp., KUSNEZOV 1953) auftritt. *Formicium*-Männchen hingegen stimmen in dieser Hinsicht mit den ursprünglichen Ponerinae unter anderem überein, d.h. sie zeigen einen deutlichen Sexualdimorphismus. Die obengenannten Unterschiede machen m. E. die vorgenommene Errichtung einer neuen Unterfamilie als Schwestergruppe der Formicinae erforderlich.

Erläuterungen zu den
in Abb.11 dargestellten Synapomorphien.

Apomorphe Ausprägungsstufe:

- 1 Metapleural-Drüse entwickelt.
- 2 Abdominalsegment IV tubulär, d.h. Tergit und Sternit verschmolzen, Abtrennung eines langen Acrotergit und -sternit, die mit dem Abdominalsegment III ein Kugelgelenk bilden.
- 3 Dorsales Stridulationsorgan der Gaster völlig reduziert.
- 4 Mit ventralem Stridulationsorgan an Sternit III und IV.
- 5 Brachypterie der Weibchenvorderflügel.
 - ‡1. Bislang scheint keine Synapomorphie nachgewiesen zu sein, die eine Verwandtschaft der Aneuretinae, Dolichoderinae und Formicinae sicher beweisen würde.
- 6 Fu fehlt: mit dem BR des SB verschmolzen.
- 7 Analdrüse entwickelt.
 - ‡2. Bislang scheint keine Synapomorphie der Aneuretinae nachgewiesen zu sein. Alle Unterscheidungskriterien zu den Dolichoderinae dürften als Plesiomorphien zu deuten sein!

Abb. 11. Vermutliche Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb des „formicoid complex“ und phylogenetische Stellung der Formicinae n. sf. In Anlehnung an TAYLOR (1978), WILSON (1974), WILSON & EISNER & WHEELER (1956), BROWN (1954) und BROWN & NUTTING (1950).



- 8 Petiolus in Form einer aufrechten Schuppe.
- 9 Lancetten bis auf ihren basalen Teil (Ra1) reduziert. Der Aculeus stark verkürzt und schwach sklerotisiert, nicht mehr zum Stechen geeignet.
- 10 Acidopore entwickelt.
- 11 2Vlv bis auf Rest in Form eines querliegenden Steges reduziert, keine Unterscheidung von SB, VC und SS mehr möglich.
- 12 Teilweise Verschmelzung von OP und Ra2, sogenanntes „verschmolzenes Chitinstück“ sensu FOERSTER (1912).
- 13 Geringer Sexualdimorphismus im Fühlerbau durch mehr oder weniger starke Verlängerung des ♂-Scapus.
- 14 Riesenwuchs.
- 15 „Crowding“ der Cubital-Zellen.
- 16 Radial-Zelle halb so lang wie Flügel, schmal parallelseitig.
- 17 Sklerotisierung antero-basaler Bereiche der Flügelmembran.
- 18 Stigmenöffnungen der Gastersegmente sehr groß, schlitzförmig.

Plesiomorphe Ausprägungsstufe:

- 1 Ohne Metapleural-Drüse.
- 2 Tergit und Sternit des IV. Abdominalsegmentes frei gegeneinander beweglich, Acrotergit bzw. -sternit schmal, kein Kugelgelenk zwischen Abdominalsegment III und IV.
- 3 Dorsales Stridulationsorgan an Sternit III und IV.
- 4 Kein ventrales Stridulationsorgan an Sternit III und IV.
- 5 Weibchenvorderflügel normal entwickelt.
- 6 Furcula als freies Element des Stachelapparates vorhanden.
- 7 Keine Analdrüse.
- 8 Petiolus gestielt knotig.
- 9 Lancetten vollständig vorhanden, Aculeus nicht verkürzt, kräftig sklerotisiert und funktionsfähig.
- 10 Keine Acidopore ausgebildet.
- 11 2Vlv stark verkürzt und an der Basis verbreitert, BR kräftig sklerotisiert, noch mit A-LE und VA, SS verkürzt und schwach sklerotisiert, aber deutlich entwickelt.
- 12 Ra2 auf ganzer Länge frei.
- 13 Großer Sexualdimorphismus im Fühlerbau: ♂ Fühler filiform, ♀ Fühler mit stark verlängertem Scapus, gekniet.
- 14 Ohne Tendenz zu Riesenwuchs, wenn auch teilweise von überdurchschnittlicher Größe.
- 15 Cubital-Zellen nicht auf die Flügelmitte konzentriert und verkleinert.
- 16 Radial-Zelle etwa $\frac{1}{3}$ so lang wie Flügel, apikal annähernd von der Form eines spitzwinkligen Dreiecks.
- 17 Flügelmembran nicht verdickt, hyalin.
- 18 Stigmenöffnungen der Gaster klein, rund.

Zur Evolution der Gattung *Formicium* und zur Ökologie der beiden Messeler Arten.

Es wäre wohl verfrüht, allein aufgrund der Funde von Geschlechtstieren auf die Ökologie einer fossilen Ameisen-Art schließen zu wollen. Dennoch sollen im folgenden einige Beobachtungen diskutiert werden, die auf die Lebensweise schließen lassen. Angaben zur Häufigkeit der beiden Arten beziehen sich dabei auf die Aufsammlungen des Natur-Museums und Forschungs-Institutes Senckenberg, Frankfurt am Main.

Zunächst fällt auf, daß nur geflügelte Geschlechtstiere gefunden wurden, ein Befund der auch für die übrigen Formicidae-Arten von Messel gilt. Dies dürfte damit zu erklären sein, daß die Völker in relativ großer Entfernung zum See gelebt haben, so daß die flugunfähige Arbeiterkaste nicht auf die freie Wasseroberfläche gelangen konnte. Daß eine so große Anzahl von Geschlechtstieren verunglückte und auf die Seeoberfläche geriet, mag daran liegen, daß die Tiere auf dem Weg zu einem exponierten „Sammelplatz“ oder während des Schwarmfluges über die freie Wasseroberfläche des Sees gerieten und dort aufgrund der schlechteren Thermik absackten und ertranken. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang der Fund eines Pärchens von *F. simillimum* n. sp. (SMF MeI 335), die beide in direkter Nachbar-

schaft zueinander eingebettet wurden. Zwar fehlen wichtige Teile der letzten Gastersegmente; jedoch kann aus der Lage der noch vorhandenen Reste geschlossen werden, daß sich die Tiere mit den Hinterleibsenden berührten. Gegen eine Überlieferung „in Kopula“ sprechen jedoch folgende Punkte:

(1) Sowohl das Männchen als auch das Weibchen zeigen die Dorsalseite. Während der Kopula gerät das Männchen jedoch in „Rückenlage“, die, ein schnelles Ertrinken vorausgesetzt, auch im vorliegenden Fall erhalten sein sollte.

(2) Bei derartig massigen Tieren mit vermutlich hoher Flügelbelastung dürfte es sich um vergleichsweise schlechtere Flieger als z. B. die Weibchen von *Lasius niger* (LINNAEUS 1758) gehandelt haben, so daß schon aus diesem Grund eine Kopula während des Fluges recht unwahrscheinlich erscheint. Vorstellbar ist allerdings, daß sich die Geschlechtspartner bereits im Flug fanden und die Kopula dann am Boden erfolgte. In diesem Fall müßte man erwarten, daß der Sammelplatz in direkter Nähe des Sees lag.

Aus der Tatsache, daß *F. giganteum* n. sp. rund 8·3% (102 Exemplare) und *F. simillimum* n. sp. rund 2·1% (26 Exemplare), beide zusammen also rund 10·4% der gesamten Insekten-Thanatocoenose stellen, kann man möglicherweise auf recht große produktive Völker schließen, auch wenn man berücksichtigt, daß diese Gattung vielleicht besser erhaltungsfähig war als andere Taxa. Bei der enormen Größe der Geschlechtstiere erscheint es dabei unwahrscheinlich, daß diese Arten, wie viele der rezenten Arten von *Camponotus* MAYR 1861, Holzbewohner waren oder gar Baumnester anlegten, wie z. B. viele Arten der Gattung *Crematogaster* LUND 1831. Vielmehr erscheint eine Nestbauweise wahrscheinlich, wie sie viele der rezenten *Formica*-Arten zeigen, besonders wenn man an das sicherlich reiche Angebot an abgestorbenem Pflanzenmaterial im Randwald des Messeler Sees denkt.

Versucht man für die Gattung *Formicium* Antworten auf die Fragen nach den Ursachen eines derartigen sekundären Riesenwuchses einerseits und den Gründen für ihr Aussterben andererseits zu geben, so scheint ein ursächlicher Zusammenhang zwischen beiden Phänomenen zu bestehen. Offensichtlich waren die *Formicium*-Arten sehr stenök. Welcher Art die für die starke sekundäre Größenzunahme verantwortlichen Selektionsfaktoren waren, muß dabei vorläufig offen bleiben. Ein Grund mag unter anderem das vermutlich zerstreute Vorkommen dieser Arten gewesen sein, auf das man vielleicht aus der Tatsache schließen darf, daß sie bisher nur von drei Fundorten nachgewiesen sind. Weder die annähernd gleichalten Schichten des Geiseltales noch der Baltische Bernstein oder die vielen Fundstellen in den Tertiär-Schichten N-Amerikas haben Vertreter der Formicidae geliefert, die eine Beziehung zu den hier untersuchten Arten erkennen ließen (WHEELER 1915; CARPENTER 1930).

Geht man von der Richtigkeit der angenommenen Stenökie und der Zersplitterung in kleine, zerstreut vorkommende Deme aus, so wird ein Aussterben dieser eng eingensichten Arten plausibel, wenn man an die Klimaveränderungen an der Eozän/Oligozän-Wende denkt. Nach SCHWARZBACH (1974) ist zumindest für den europäischen Raum mit einem deutlichen Rückgang der Jahresdurchschnittstemperatur und der Niederschlagsmengen zu rechnen, für stenöke Arten sicherlich ein bedeutendes Ereignis. Beschleunigend könnte in diesem Zusammenhang das Auftreten konkurrenzüberlegener Arten gewesen sein, sei es, daß diese aus anderen Gebieten einwanderten, oder daß sich sympatrisch vorkommende Formicidae

besser an die veränderten Bedingungen anpassen konnten und so zu Konkurrenten wurden.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit besteht darin, die Arten der Gattung *Formicium* als Beispiele einer „Sackgassen-Entwicklung“ zu verstehen. Dieser Ansatz betrifft dabei sowohl den oben diskutierten Aspekt der extremen Einnischung („Überspezialisierung“) als auch die morphologischen Aspekte des sekundären Größenwachstums. So könnte man daran denken, daß für diese Tiere sowohl im Hinblick auf die nötige Sauerstoffversorgung als auch auf die Sicherung der nötigen Stabilität der Flügelspreite gewissermaßen Obergrenzen erreicht waren, die eine weitere Entwicklung bzw. Optimierung nicht mehr in genügendem Maße zuließen. Zumindest deuten die auffällig vergrößerten Stigmenöffnungen der Gaster auf wachsende Probleme der Sauerstoffversorgung hin und das beschriebene „crowding“ stellt den extremsten bekannten Fall einer sich bereits bei kleineren Arten rezenter Unterfamilien abzeichnenden Tendenz dar, die versteifenden Aderungselemente zunehmend auf die Flügelmitte zu konzentrieren. Die hier beschriebene neue Unterfamilie dürfte einen relativ kurzlebigen (Kreide? bis Ober-Eozän) Seitenzweig der Formicidae mit einer extrem engen Bindung an ein bestimmtes Habitat darstellen.

Schriftenverzeichnis.

- BEYER, O. W. (1891): Der Giftapparat von *Formica rufa*, ein reduziertes Organ. — Jenaische Z. Naturwiss., 25: 26-112, 2 Taf.; Jena.
- BLUM, M. S., & HERMANN, H. R. (1978a): Venom and venom apparatuses of the Formicidae: Myrmecinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, and Formicinae. — In: BORN, G. V. R., & al. [Hrsg.] (1978): Handb. exper. Pharmacol., 48: 801-869, 65 Abb., 9 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- BLUM, S., & HERMANN jr., H. R. (1978b): Venoms and venom apparatuses of the Formicidae: Dolichoderinae and Aneuretinae. — In: BORN, G. V. R., & al. [Hrsg.] (1978): Handb. exper. Pharmacol., 48: 871-894, 13 Abb., 3 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- BROWN, W. L. (1954): Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — Insectes sociaux, 1: 21-31, 1 Abb.; Paris.
- BROWN jr., W. L., & NUTTING, W. L. (1950): Wing venation and the phylogeny of the Formicidae. — Trans. amer. ent. Soc., 75: 113-132, 2 Taf.; Philadelphia/Penn.
- BURNHAM, L. (1978): Survey of social insects in the fossil record. — Psyche, 85 (1): 85-133, 5 Abb., 5 Tab.; Lexington/Mass.
- CARPENTER, F. M. (1929): A fossil ant from the Lower Eocene (Wilcox) of Tennessee. — J. Washington Acad. Sci., 19: 300-301, 1 Abb.; Washington/D. C.
- — — (1930): The fossil ants of North America. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., 70 (1): 66 S., 11 Taf.; Cambridge/Mass.
- — — (1932): Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. — Ann. Carnegie Mus., 21: 97-129, 11 Abb., 1 Taf.; Pittsburg/Penn.
- COCKERELL, T. D. A. (1915): British fossil insects. — Proc. U.S. nat. Mus., 49: 469-499, 6 Taf.; Washington/D. C.
- — — (1920): Fossil arthropods in the British Museum. I. — Ann. Mag. natur. Hist., 5: 273-279, 3 Abb.; London.

- — — (1921): Some British fossil insects. — *Canadian Ent.*, 53: 22-23, 3 Abb.; Ottawa.
- — — (1935): Notes on the first cubital cell in certain Hymenoptera. — *Ann. ent. Soc. Amer.*, 28 (1): 46; Columbus/Ohio.
- CREIGHTON, W. S. (1950): The ants of North America. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 104: 585 S., 57 Taf.; Cambridge/Mass.
- DONISTHORPE, H. S. J. K. (1920): British Oligocene ants. — *Ann. Mag. natur. Hist.*, 6: 81-94, 1 Taf.; London.
- EMERY, C. (1913): La nervulation de l'aile antérieure des Formicidae. — *Rev. suisse Zool.*, 21: 577-587, 4 Abb.; Genève.
- FOERSTER, E. (1912): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Stechapparat der Ameisen. — *Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere*, 34: 347-380, 2 Taf.; Jena.
- FRANZEN, J. L., & WEBER, J., & WUTTKE, M. (1982): Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt. 3. Ergebnisse 1979-1981. — *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 54: 118 S., 99 Abb., 2 Taf.; Frankfurt am Main.
- GAHL, H., & MASCHWITZ, U. (1977): Eine Ameise aus dem Mittel-Eozän von Messel bei Darmstadt (Hessen). — *Geol. Jb. Hessen*, 105: 69-73, 1 Taf.; Wiesbaden.
- GIEBEL, C. G. (1856): Die Insecten und Spinnen der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Insecten und Spinnen. — 511 S.; Leipzig (Brockhaus).
- HANDLIRSCH, A. (1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. — 1430 S., 6 Abb., 13 Tab., 51 + 3 Taf.; Leipzig (Engelmann).
- — — (1925): Palaeontologie. — In: SCHROEDER, C. [Hrsg.] (1925): *Handb. Ent.*, 3: 117-306, 237 Abb., 10 Tab.; Jena (Fischer).
- — — (1939): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. — *Ann. naturhist. Mus. Wien*, 49: 1-240, 16 Taf.; Wien.
- HUNG, A. C. F., & BROWN, W. L. (1966): Structure of gastric apex as a subfamily character of the Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). — *New York ent. Soc.*, 74: 198-200, 3 Abb.; New York/N. Y.
- KINZELBACH, R. (1970a): Wanzen aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: Heteroptera). — *Notizbl. hess. L.-Amt. Bodenforsch.*, 98: 9-18, 4 Abb., 2 Taf.; Wiesbaden.
- — — (1970b): Eine Gangmine aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: ?Lepidoptera). — *Paläont. Z.*, 44: 93-96, 1 Abb.; Stuttgart.
- KLAUSNITZER, B., & RICHTER, K. (1981): Stammesgeschichte der Gliedertiere. — *Neue Brehm-Bücherei*, 541: 160 S., 125 Abb., 24 Taf.; Wittenberg (Ziemsen).
- KÖNIGSMANN, R. (1977): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: „Symphyta“. — *Dt. ent. Z., N. F.*, 24: 1-40, 6 Abb.; Berlin.
- KUGLER, C. (1978): A comparative study of the Myrmicine sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). — *Studia ent.*, 20 (1-4): 413-548, 244 Abb., 2 Tab.; Petropolis/Brasilien.
- KUSNEZOW, N. (1953): Tendencias evolutivas de las Hormigas en la parte austral de Sud America. — *Folia univ.*, 6: 86-210, 55 Abb., 10 Tab.; Cochabamba/Bolivien.
- LAURENTIAUX, D. (1953): Classe des Insectes. — In: PIVETEAU, J. [Hrsg.] (1953): *Traité de Paléontologie*, 3: 397-527, 106 Abb., 1 Taf.; Paris (Masson).
- LUTZ, H. (1985): Eine wasserlebende Käferlarve aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel. — *Natur u. Mus.*, 115 (2): 55-60, 6 Abb.; Frankfurt am Main.
- MAA, T. (1949): A synopsis of Asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms (Hymenoptera Siricoidea). — *Musée Heude. Not. ent. chin.*, 13 (2): 10-189, 236 Abb., 2 Tab.; Changhai.

- MASCHWITZ, U. W. J., & KLOFT, W. (1971): Morphology and function of the venom apparatus of insects – bees, wasps, ants and caterpillars. — In: BÜCHERL, W., & al. [Hrsg.] (1971): *Venomous animals and their venoms*, 3: 60 S., 25 Abb., 4 Tab.; New York, London (Academic Press).
- MEUNIER, F. (1921): Die Insektenreste aus dem Lutetien von Messel bei Darmstadt. — *Abh. hess. geol. L.-Anst.*, 7: 15 S., 4 Taf.; Darmstadt.
- MÜLLER, A. H. (1978): *Lehrbuch der Paläozoologie*, 2 (3). — 2. Aufl., 748 S., 852 Abb.; Jena (Fischer).
- PROCHNOW, O. (1928): Mechanik des Insektenfluges. — In: SCHROEDER, C. [Hrsg.] (1928): *Handb. Ent.*, 1: 534-569, 28 Abb.; Jena (Fischer).
- RASNITSYN, A. P. (1968): *Novye mezozojskie pilil'sčiki (Hymenoptera, Symphyta)*. — In: ROHDENDORF, B. B. [Hrsg.] (1968): *Jurskie nasekomye Karatau*: 190-236, 57 Abb., 2 Taf.; Moskva (Nauka).
- — — (1969): *Proischoždenie i èvoljucija nizšich perepončatokrylych*. — *Tr. paleont. Inst.*, 123: 196 S., 273 Abb., 8 Taf.; Moskva (Nauka).
- RICHTER, G., & STORCH, G. (1979): Beiträge zur Ernährungsbiologie cozäner Fledermäuse aus der „Grube Messel“. — *Natur u. Mus.*, 110 (12): 353-367, 29 Abb.; Frankfurt am Main.
- SCHWARZBACH, M. (1974): *Das Klima der Vorzeit*. — 3. Aufl., 380 S., 191 Abb., 41 Tab.; Stuttgart (Enke).
- SCUDDER, S. H. (1886): Systematic review of our present knowledge of fossil insects. — *Bull. U. S. geol. Surv.*, 5 (31): 128 S.; Washington/D. C.
- STRAUS, A. (1976): Eine Gangmine aus dem Eozän von Messel. — *Aufschluß*, 27: 445-446, 1 Abb.; Heidelberg.
- TAYLOR, R. W. (1964): Taxonomy and parataxonomy of some fossil ants (Hymenoptera-Formicidae). — *Psyche*, 71: 134-141; Lexington/Mass.
- — — (1978): *Nothomyrmecia macrops*: A living-fossil ant rediscovered. — *Science*, 201: 979-985, 4 Abb.; Lancaster.
- WESTWOOD, J. O. (1854): Contributions to fossil entomology. — *Quart. J. geol. Soc. London*, 10: 378-396, 5 Taf.; London.
- WHEELER, W. M. (1915): The ants of the Baltic Amber. — *Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg Preußen* [1914], 55: 142 S., 66 Abb., 5 Tab.; Leipzig, Berlin (Teubner).
- WILSON, E. O. (1974): *The insect societies*. — 3. Aufl., 548 S., 257 Abb., 30 Tab.; Cambridge/Mass. (Belknap).
- WILSON, E. O., & EISNER, T., & WHEELER, G. C., & WHEELER, J. (1956): *Aneuretus simoni* EMERY, a major link in ant evolution. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 115: 81-99, 4 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Cambridge/Mass.